NEUE VERSUCHE ZUR WOLFFSCHEN LINSENREGENERATION

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT ROSTOCK

VORGELEGT

VON

HORST WACHS
AUS DRESDEN

MIT 2 FIGUREN IM TEXT UND 9 TAFELN

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1914

NEUE VERSUCHE ZUR WOLFFSCHEN LINSENREGENERATION

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT ROSTOCK

VORGELEGT

VON

HORST WACHS
AUS DRESDEN

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

MIT 2 FIGUREN IM TEXT UND 9 TAFELN

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1914

Referent: Professor Dr. Spemann

Sonderabdruck aus: »Archiv für Entwicklungsmechanik«. XXXIX. Bd., 2. u. 3. H.

Neue Versuche zur Wolffschen Linsenregeneration.

Von

H. Wachs.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Rostock.

Mit 2 Figuren im Text und Tafel XII—XX.

Eingegangen am 10. Januar 1914.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 385

Material und Methode 389

I. Kapitel: Ist die Regeneration der Linse eine gutartige Wucherung infolge direkter Reizung der Iris durch die Operation? 391

1. Die Verhältnisse bei unverletzt exstirpierter Linse 391

2. Die Verhältnisse bei Verletzung der Linse infolge der Operation 401

II. Kapitel: Ist der wegfallende Druck der Linse die Ursache der Regeneration oder der Wegfall einer Sekretion von seiten der Linse? . . . 403

1. Implantation einer (meist) kleineren Linse 404

2. Implantation einer fixierten bzw. einer Paraffinlinse 410

3. Verlagerung der Linse in die hintere Kammer 412

III. Kapitel: Besitzt die obere Iris in sich selbst die Fähigkeit der Bildung von Linsenfasern, oder benötigt sie hierzu Einflüsse des Auges? . . 416

1. Verlagerung eines abgeschnittenen Irisstückes in die hintere Kammer 416

2. Verpflanzung eines Irisstückes unter die Haut bzw. ins Labyrinth 422

3. Implantation eines Stückes der oberen Iris ins Labyrinth und Exstirpation der Augenlinse desselben Tieres 426

4. Implantation eines Stückes der oberen Iris in ein Auge mit Linse 433

Schluß 441

Zusammenfassung der Ergebnisse 444

Literaturverzeichnis 447

Erklärung der Abbildungen 449

Einleitung.

In den Jahren 1885 und 1891 stellte Colucci Regenerationsversuche am Auge von Tritonen an und fand, daß das Auge sich ganz regeneriert, wenn man von ihm auch nur etwa $^1/_4$ in der Umgebung des Opticus stehen läßt. Er konstatierte, daß auch eine neue Linse entsteht, und zwar von dem oberen Pupillarrande der neu gebildeten Iris her. Die Eigenart dieser Tatsache kam ihm nicht zum Bewußtsein.

Unbekannt mit dieser Arbeit suchte Gustav Wolff 1893 zunächst theoretisch »einen biologischen Vorgang zu finden, in welchem eine Zweckmäßigkeit primär, d. h. nicht als ererbte auftritt« (siehe G. Wolff, 1894, S. 619—620). Auf diese Art kam er dazu, Tritonen die Augenlinse zu exstirpieren: es frug sich, ob und auf welche Art das Tier diesen Verlust ersetzen würde, da das natürliche Material für Linsenbildung, die noch junge Haut über der Augenblase, ja nicht mehr vorhanden, sondern durch die hochdifferenzierte und von Bindegewebsfasern (Stratum corneae) nach dem Auge zu abgegrenzte Cornea ersetzt war und ein etwa regenerationsfähiger Rest der Linse nicht im Auge zurückblieb, sondern die Linse mitsamt ihrem Epithel ganz entfernt wurde.

1893 konstatierte er die Regeneration der Linse als solche, 1894 entdeckte er, daß die neue Linse von der oberen Iris aus an der Umschlagstelle des äußeren in das innere Blatt aus einer bläschenförmigen Wucherung neu gebildet wird. Die Linse regeneriert demnach aus einem Gewebe, das mit ihrer normalen Ontogenese niemals etwas zu tun hat; Wolff glaubte hierin eine »primäre Zweckmäßigkeit« gefunden zu haben, die nur durch die Annahme teleologischer, zweckbewußt wirkender Kräfte erklärt werden könnte.

Die aufs höchste überraschende Tatsache dieser »Heteromorphose« oder, wie Fischel (1900, S. 184) sie nach Driesch nennt: »sekundären Regulation« fand ihre Nachprüfung und Bestätigung 1896 durch Erik Müller. Doch kommt Erik Müller zu einer etwas andern Auffassung des Vorgangs insofern, als nach ihm, da (S. 30) der ganze Randteil der Iris, wenigstens anfänglich, die charakteristische Entpigmentierung, Verdickung und Abheben der Blätter erleidet, »die Zellen innerhalb der gewöhnlichen Grenzen der Iris nicht Platz finden; der Randteil muß sich vergrößern, was am einfachsten durch Faltenbildung erreicht wird«.

Erik Müller versucht demnach als erster eine mechanische Erklärung der Linsenregeneration als Wucherung des ganzen Irisrandes, Nachschieben der Zellen und Faltenbildung.

In seinen Arbeiten von 1898, 1900 und 1903 unternimmt Fischel eine gründlichere experimentelle Untersuchung mit Berücksichtigung pathologischer Regenerationsbefunde und versucht eine genauere Analyse.

Er zeigt, daß das Licht ohne prinzipiellen Einfluß auf die Regeneration ist, da die Tiere auch im Dunkeln regenerieren (1898, S. 378), und zwar (wie er 1900a, S. 73, berichtigend mitteilt) ohne zeitliche Verzögerung.

Er konstatiert (1900 und 1903) die Bildung von »Lentoiden«, linsenfaserähnlichen Bildungen, aus Zellen der Pars ciliaris und optica retinae und findet (1903, S. 107) ein Zusammenfallen des Ortes der Reizung und der Lentoide. »In der bei der Linsenextraktion gesetzten Alteration der Iris«, schließt er (S. 108), »haben wir demnach das auslösende Moment der Linsenregeneration zu suchen, sie stellen den Reiz dar, welcher die Zellen zu ihrer charakteristischen Umwandlung veranlaßt.«

Entgegen der extrem teleologischen Auffassung Wolffs glaubt Fischel somit in der Alteration der Iris das auslösende Moment zu finden; immerhin weist er ausdrücklich darauf hin (S. 112), daß uns noch »jede Vorstellung darüber fehlt, wie, durch welche Mittel und auf welche Weise die auslösende Wirkung erfolgt, was also die Vermittlung zwischen ‚Reiz' und ‚Reaktion' besorgt«. Die besonderen bei der Linsenregeneration stattfindenden Vorgänge glaubt er (S. 112) »bedingt durch die besonderen Verhältnisse der Lage und Nachbarschaftsbeziehung der die Linsenbildung vollziehenden Zellgruppe«.

Durch Einheilen von Kartoffelstückchen, Brotkügelchen und Cornealstücken in das der Linse beraubte Auge konstatiert er einen hemmenden Einfluß des Gegendruckes, der sogar in einem Falle (Fig. 48, S. 76—77) der Einheilung von Cornea selbst nach 118 Tagen kein Regenerat bilden ließ.

Doch schließt er hieraus nicht auf den wegfallenden Druck der Linse als auslösende Ursache, sondern weist wiederholt (S. 81, 84 und 108) auf die Beharrlichkeit der Regeneration hin, die er daraus erklärt, daß eben bei jeder Extraktion immer die auslösende Alteration stattgehabt hat.

Die Tatsache der Regeneration von der oberen Iris im besonderen glaubte Fischel wie Erik Müller durch die Schwerkraft erklären

zu können, doch zeigte Wolff 1901 durch Regeneration in Rückenlage, daß auch entgegen der Schwerkraft immer der normal obere Irisrand regeneriert.

Von einem andern Gesichtspunkte aus als Fischel und Erik Müller betrachten Weismann und Schimkewitsch die Wolffsche Linsenregeneration: Erik Müller und Fischel nehmen die Tatsache der von Wolff und Colucci gefundenen Regenerationsart der Linse als solche hin und suchen die bei dem Prozeß selbst wirkenden Faktoren klar zu stellen.

Weismann hingegen wendet sich in seiner Arbeit von 1899 gegen die von Wolff aufgestellte Betrachtungsweise dieser Regeneration als einer »primären« Zweckmäßigkeit: er weist darauf hin, daß Linsenregeneration auch in der Natur vorkommen kann, zugleich mit Regeneration eines größeren Teiles des Auges nach schwerer Verletzung desselben. Belege dafür konnte Weismann jedoch nicht finden. Die Erwerbung dieser Fähigkeit sucht er nach darwinistischen Prinzipien zu erklären.

Wolff beweist in seiner Arbeit von 1901 (S. 350) die Unmöglichkeit einer Erklärung der Regeneration durch Selektion und glaubt nicht an Regeneration der Linse in Freiheit, da das Auge in Freiheit stets zu stark verletzt würde, um überhaupt zu regenerieren (S. 348).

Eine ebenfalls phylogenetische Erklärung der Linsenregeneration sucht Schimkewitsch 1902 zu geben, indem er für das Auge aller Wirbeltiere analog dem Parietalorgan eine ursprüngliche Linse aus dem Auge selbst annimmt und die Regeneration so auffaßt, daß (S. 50) »die Entfernung der neueren epidermoidalen Linse das Erscheinen der ‚inneren' Linse, d. h. der Linse der primären Augenblase hervorruft«.

Während Weismann und Schimkewitsch in der Phylogenie nach erklärenden Momenten für die Linsenregeneration suchen, glaubt Spemann 1905 in der Ontogenese einen Faktor zu finden, der gleichermaßen bei der normalen Bildung wie bei der Regeneration der Linse und auch bei der (experimentellen) abermaligen Erzeugung einer Linse aus der Haut wirksam ist, indem (S. 431) nach Auslösung einer Linse der Augenbecher seine linsenauslösende Fähigkeit behält und keine zweite oder dritte Linse auslöst, weil er entweder die Haut nicht mehr berührt oder die Linse (chemisch) diese seine Wirkung paralysiert; wird die Linse entfernt, so fällt diese ihre Wirkung weg und

der Augenbecher ‚erinnert' sich gewissermaßen seiner Fähigkeit, das linsenbildende Agens wirkt auf die indifferenten Iriszellen. Weshalb die obere Iris regeneriert, kann noch nicht erklärt werden.

Daß bei vorhandener Linse selbst auf eine Verletzung und nicht nur Reizung hin die Iris doch nur sich selbst regeneriert und keine neue Linse infolge Verletzung bildet, zeigte Wolff 1903 durch Iridektomie bei erhaltener Linse. Dies weist zweifellos darauf hin, daß in der Reizung allein nicht die allein wirksame Ursache zu suchen ist. Allerdings betonte ja schon Fischel 1903 (S. 65, 112 und anderwärts) die Wichtigkeit des Fehlens der »normalen Nachbarschaftsbeziehungen« für die Regeneration, welche Bedingung bei diesem Wolffschen Experiment nicht erfüllt ist.

Es ist leider nicht ersichtlich, ob Fischel bei diesen »Nachbarschaftsbeziehungen« an ähnliche chemische Einflüsse denkt, wie Spemann sie 1905 annimmt.

Der Zweck der vorliegenden Arbeit ist es nun, das Problem der Linsenregeneration mit neuen experimentellen Methoden und modernen Hilfsmitteln einer abermaligen gründlichen Untersuchung zu unterziehen; durch neue Versuchsreihen wird gezeigt werden, daß in der durch die Operation selbst gegebenen Alteration der Iris tatsächlich nicht das auslösende Moment der Regeneration gesucht werden kann, ferner, daß auch nervöse Einflüsse weder das ganze Auge noch die Iris im besonderen zur Regeneration veranlassen, daß aber auch nicht etwa im Stück selbst die treibenden Faktoren der Regeneration liegen, sondern daß es sich wahrscheinlich um einen sekretorischen Einfluß auf die Zellen der Iris handelt, der vom Auge und im besonderen von den Zellen der Retina ausgeht und auf das Auge und seine allernächste Umgebung beschränkt bleibt, und daß diese linsenauslösende Sekretion der Retina normalerweise wahrscheinlich durch eine Antisekretion der Linse paralysiert wird. Dank besonderer Verhältnisse konnte auch dieses letztere Moment experimentell untersucht werden.

Diese Untersuchungen wurden in den Jahren 1912 und 1913 auf Anregung meines hochverehrten Lehrers Herrn Prof. Dr. Spemann in Rostock angestellt, und sage ich auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. Spemann für die mir zuteil gewordene stetige Anteilnahme und dauernde Unterstützung meinen aufrichtigen Dank.

Material und Methode.

Während frühere Untersucher als Material vorwiegend erwachsene Tiere und große Larven benutzten und die Exstirpation der Linse dann, soviel aus den Angaben zu ersehen ist, meist ohne Zuhilfenahme optischer Instrumente[1]) in der Hand ausführten, verwandte ich zu meinen Versuchen ausschließlich Larven, von den jüngsten Stadien an bis zu Tieren in Metamorphose. Bei diesem Material war es mir möglich, eine bedeutend feinere Methodik zur Anwendung zu bringen: Wolff (und ähnlich auch die andern Autoren) durchstach und öffnete

Fig. 1.

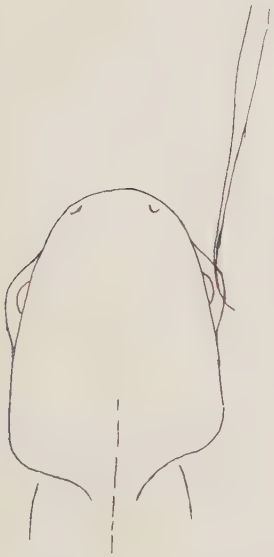


Fig. 2.

die Cornea mit einem Nadelmesserchen und drückte die Linse mit den Fingern heraus; es liegt auf der Hand, daß die Iris hierbei zwar nicht verletzt werden braucht, sicher aber das ganze Auge heftig gereizt wird. Um diese Reizung des Auges, die ja nach Fischel überhaupt die auslösende Ursache der gutartigen Wucherung sein sollte, auf das denkbar geringste herabzumindern, ging ich folgendermaßen vor: das Tier wurde vor der Operation mit einer $^1/_2$%igen Lösung von Chloreton in Leitungswasser betäubt, dann in Kochsalz-

[1]) Erik Müller (1896, S. 25) verfuhr in der Art, daß er die Larven von 3—6 cm Länge bis zum Kopf in ein nasses Tuch einwickelte, ohne sie zu betäuben, und dann die Operation unter einer Lupe ausführte.

lösung gebracht und ihm unter dem Binokular, je nach dem Alter bei verschieden starker Vergrößerung, die Linse exstirpiert. Hierzu wurde das Tier durch die linke Hand mit einer Pinzette festgehalten und mit einer leicht gebogenen, spitzen und dünnen Glasnadel, wie man sie nach Spemann bei allen Operationen an der Neurula usw. verwendet, ein Einstich in die Cornea kranial von der Linse gemacht, dann führte ich die Spitze in der vorderen Kammer an der Linse vorbei und durchstach kaudalwärts von der Linse die Cornea abermals, von innen nach außen. Da das Tier währenddessen völlig betäubt war, störte es durch keine Bewegung. Nun wurde die Nadel etwas weiter hindurchgeschoben und die Cornea mit Hilfe eines allerfeinsten Augenmesserchens auf der Nadel durchschnitten. Jetzt brauchte ich nur noch mit der gleichen gebogenen Nadel die Linse aus der Iris herauszuheben und die Operation war getan. Da ich mir die Operationsmethodik mit Glasnadeln im Frühjahr 1911 durch eine große Anzahl von Versuchen an Neurulae (etwa 300 Stück), die zu andern Zwecken angestellt waren, zu eigen gemacht hatte, arbeitete ich gleich von Anfang an mit gutem Erfolge. Wie wenig das Auge durch diese Art der Operation gereizt wurde, wird im weiteren zu ersehen sein, z. B. konnte ich die Linse aus dem Auge herausheben und sie dann wieder einsetzen, ohne daß das Auge nach Verheilung der Cornea dadurch irgendwie geschädigt worden wäre oder etwa Regenerationserscheinungen auftraten (Fig. 18, Sal. 1912, Nr. 40)[1]. Wurde die Linse nicht wieder reïmplantiert, so wurde sie anfänglich stets auf dem Objektträger unter dem Mikroskop untersucht; die Linse wird auf diese Art sicher unverletzt entfernt, was man auch leicht daran erkennt, daß man in der exstirpierten Linse unter dem Mikroskop das Fensterkreuz des Zimmers oder die auf den Mikroskopspiegel aufgelegten Finger erkennt. Mit Hilfe einer kleinen Schachtel verwandte ich auch solch eine Linse, um das Bild des Fensterkreuzes auf einem geölten Papier zu entwerfen.

Unter 192 Exstirpationen der Linse wurde sie in sechs Fällen verletzt, doch wurde dies sofort bemerkt durch den Austritt von Fasersubstanz.

Späterhin wurden die Linsen nicht mehr unter dem Mikroskop, sondern nurmehr unter dem Binokular untersucht, was jedoch in keinem Falle versäumt wurde. Bei der Verarbeitung wurden auch von den größten Tieren die ganzen Köpfe geschnitten, das operierte

[1] Man vergleiche hierzu auch die aus den Abbildungen ersichtliche schöne Erhaltung der Retina bei einfacher Linsenexstirpation.

Auge kam also immer in situ und mit dem normalen Vergleichsauge zur Untersuchung.

Die weiteren Einzelheiten der Technik werde ich bei den entsprechenden Experimenten ausführen.

I. Kapitel.

Ist die Regeneration eine »gutartige Wucherung« infolge direkter Reizung der Iris durch die Operation?

1. Die Verhältnisse bei unverletzt exstirpierter Linse.

Den Ausgangspunkt der Arbeit bildete die Erwägung, ob es möglich sei, durch Vermeidung jeglicher Reizung bei der Exstirpation der Linse diese gleichsam so »unbemerkt« vom Auge vorzunehmen, daß eine Regeneration überhaupt unterbleibt. Fischel hält die Reizung (1900, S. 83 ff.), die auf die Iris bei der Extraktion ausgeübt wird, für diejenige Ursache, die die Regeneration als eine gutartige Wucherung auslöst. Wolff suchte diesen Einwand zu entkräften, indem er die Linse nicht durch die Cornea, sondern durch den Bulbus nach innen zu extrahierte, um so den Reiz auszuschalten, den die Linse beim Durchtritt durch die Iris auf diese ausübt (Wolff 1901, S. 330). Er erhielt hierbei ein Regenerat nicht etwa in der Retina (der Stelle der stärksten Reizung), sondern an der oberen Iris!

Doch betont Fischel 1903, daß ja auch hierbei Reizung der oberen Iris vorhanden und wirksam sei.

Durch Anwendung der oben beschriebenen, bedeutend sorgfältigeren Technik war es mir möglich, die Linse in der denkbar schonendsten Weise zu exstirpieren, dergestalt, daß in vielen Fällen nach der Operation das Fehlen der Linse im Auge, selbst unter dem Binokular, in der Aufsicht kaum zu bemerken war. Ich habe solche linsenlose Augen direkt nach der Operation mehrmals unter dem Binokular demonstriert, ohne daß vom Beschauer das Fehlen der Linse überhaupt bemerkt wurde.

In seitlicher Ansicht des Auges, d. h. bei Bauch- oder Rückenlage des Tieres, erkannte man allerdings das Fehlen der Linse, wie aus der Skizze, S. 389, ersichtlich: es fehlte eben der kleine sonst in der vorderen Kammer sichtbare Teil der Linse und ebenso ihr eigenartiger charakteristischer Schimmer bei auffallendem Lichte.

In dieser Art wurden operiert:

1912: 22 *Salamandrina perspicillata* (Nr. 22, 23, 24, 25, 28, 29, 30, 31, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 44, 45, 46, 48, 49, 50);

29 *Triton taeniatus* (Nr. 2, 3, 4b, 6b, 7b, 13b, 14b, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 24, 27, 28, 32b, 34, 36, 37, 41, 42, 43, 62, 72, 74, 77, 135);

21 *Triton cristatus* (Nr. 61, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 91, 92, 93, 94, 99, 100, 101, 102, 103, 104, 105, 106, 125).

1913: 10 *Triton taeniatus* (Nr. 1, 17, 41, 42, 43, 46, 50, 55, 67, 69);

3 *Triton cristatus* (Nr. 76, 77, 78);

4 Axolotl (Nr. 29, 30, 31, 35);

insgesamt also 89 Larven; betonen möchte ich hier ausdrücklich, daß mir von meinen etwa 300 in diesen beiden Jahren operierten Tieren insgesamt nur 16 gestorben sind, die ich der Einfachheit halber nirgends mit angeführt habe.

Bei allen diesen Tieren trat, soweit sie nicht vorher fixiert wurden (39), Regeneration von der oberen Iris aus ein (50): Die Beharrlichkeit der Regeneration, selbst bei so vorsichtiger Exstirpation, möchte einen doch schon stutzig machen in der Annahme, in einer Zerrung oder ähnlichen durch die Operation als solche veranlaßten Reizung der Iris die auslösende Ursache der Regeneration, wie Fischel es annimmt, zu suchen.

Über die Art der Bildung der neuen Linse, d. h. über ihre Regeneration von der oberen Iris, habe ich im allgemeinen den Beobachtungen von Wolff, Erik Müller und Fischel nichts Neues hinzuzufügen: wie schon von Wolff beschrieben, heben sich die Blätter der Iris, und zwar der ganzen Iris, die vorher nicht als zwei getrennte Zellagen zu erkennen waren, deutlich voneinander ab, die Umschlagstelle des äußeren in das innere Blatt entpigmentiert sich und an der oberen Iris wird das Regenerat in Gestalt einer bläschenförmigen Wucherung deutlich.

Wenn Erik Müller (S. 30), wie schon in der Einleitung ausgeführt, den Vorgang so deutet, daß ringsum vom verdickten Irisrand Material nach oben geschoben wird und dort zur Bildung des Bläschens führt, mit andern Worten also die ganze Regeneration als Faltenbildung durch vermehrte Zellbildung betrachtet, so bemerke ich gleich hier, daß diese seinerzeit rein hypothetische Annahme durch später zu besprechende Experimente (S. 420, Nr. 124, 1912) als unrichtig erwiesen wurde.

Dieses Regenerationsbläschen, dessen vordere Wand also in die vordere, dessen hintere in die hintere Lamelle der Iris übergeht,

wächst, bildet an seiner hinteren Wand Linsenfasern und löst sich schließlich von der Iris los. Fischel beschreibt (1900, S. 143—144), daß hierbei öfters ein Einreißen der regenerierten Linse und Vorquellen der Fasersubstanz stattfindet, ich selbst habe diesen Vorgang bei meinen Tieren nie beobachtet. Das Regenerat erreicht allmählich die normale Linse an Größe und gleicht ihr schließlich auch im inneren Bau vollkommen.

Soweit, und noch in einigen später zu besprechenden Punkten, die Bestätigung schon bekannter Tatsachen; im einzelnen fand ich jedoch an dem großen Material, das ich durch diese zahlreichen Experimente gewann und das ich als Vergleichsmaterial für weitere Experimente benötigte, eine Reihe höchst interessanter, bisher noch unbekannter Tatsachen.

Als ich mir anstatt der erwachsenen Tiere die Larven zum Material erwählte, tat ich dies, wie oben gesagt, vor allem im Hinblick auf die neue Technik, da nur bei der noch zarten Cornea der Larven ein leichtes Durchstechen der Iris mit der Glasnadel (s. oben S. 389) möglich ist — ferner aber auch in der Hoffnung und sicheren Voraussicht, hier mit kürzeren Zeiten in betreff der Regeneration zu arbeiten, als an erwachsenen Tieren.

Unwillkürlich nahm ich an, daß die Regeneration um so schneller vor sich gehen würde, je jünger die Larve sei. Diese Annahme erwies sich jedoch als irrig, es stellte sich vielmehr heraus, daß es ein Optimum für die Zeitdauer der Regeneration gibt und daß dieses kurz vor der Metamorphose der Larve liegt. Diese Tatsache gilt sowohl für *Salamandrina* als auch für *Triton taeniatus* und *cristatus*.

Während Larven von *Triton taeniatus*, die noch nicht ausgeschlüpft waren (Vorderbeine eben gespalten), erst nach 14 Tagen die Bildung von Linsenfasern erkennen lassen (Fig. 1, 1912, Nr. 27, 28), haben Larven, die kurz nach dem Verlassen der Eihüllen operiert wurden (vorn dritte Zehe eben vorwachsend), um diese Zeit schon ein Regenerat mit deutlichen Fasern (Fig. 2, 1912, Nr. 17). Larven, die zur Zeit der Operation vorn schon vier Zehen hatten und hinten drei Zehen eben angedeutet, regenerieren noch schneller und lassen nach 12 Tagen im Regenerat schon einen deutlichen Fasernhügel erkennen (Fig. 3, 1912, Nr. 2), solche, die zur Zeit der Operation vorn vier und hinten schon fünf Zehen hatten, stehen schon nach 11 bzw. 12 Tagen (Fig. 4 und 5, 1912, Nr. 72, 77) dicht vor der Loslösung der regenerierten Linse.

Im Falle 1912, Nr. 135, schließlich, welchem Tiere die Linsen beider Augen exstirpiert wurden, ist nach 10 Tagen die regenerierte Linse auf beiden Seiten schon losgelöst, und in diesem Altersstadium, vorn vier, hinten fünf Zehen, Augen zur Zeit der Operation noch ohne Lider, dürfte das Optimum für die Kürze der Regenerationsdauer gefunden sein (s. Fig. 6 und 17).

Dagegen zeigte eine noch ältere (in Freiheit gefangene) große Larve von *Triton taeniatus*, mit Lidern, 10 Tage nach der Operation zwar ein deutliches Regenerat, aber ohne Linsenfasern. Hier ist demnach das Optimum des Alters für die Kürze der Regenerationsdauer schon überschritten.

Wolff hielt diese eben metamorphosierenden Tiere für das geeignetste Material und bemerkt, daß bei noch im Wasser lebenden Larven die Regeneration ungünstig beeinflußt werde. Mit Hilfe meiner Operationstechnik kam ich zu den eben dargelegten abweichenden positiven Resultaten.

Für *Triton cristatus* gilt das gleiche: nach 10 Tagen zeigt eine Larve, die bei der Operation eben zweigeteilte Vorderbeine besaß, erst eine deutliche Verdickung der oberen Iris, (Triton 1912, Nr. 93), ist also genau gleich weit wie eine gleich alte Larve von *taeniatus* (1913, Nr. 1). Eine beträchtlich ältere Larve, die vorn vier Zehen besaß und bei der hinten die vierte Zehe in Bildung begriffen war, zeigt, ebenfalls nach 10 Tagen (Triton 1913, Nr. 77) ein schönes Regenerat mit beginnender Faserbildung (etwa entsprechend Triton 1912, Nr. 2), ein noch älteres Tier von *Triton cristatus* besaß nach 13 Tagen schon eine vollkommene Linse, kurz vor der Ablösung (Triton 1912, Nr. 125).

Auch für *Salamandrina* gilt das gleiche: während bei jüngeren Larven (Vorderbeine eben drei Zehen) die Linse nach 22—25 Tagen eben losgelöst ist (1912, Nr. 37, 38, 39) (Fig. 8), ist das Regenerat bei einer älteren Larve (Nr. 46, Fig. 61) nach gleicher Zeit eine vollkommen entwickelte Linse, obgleich das Auge in diesem Falle stark degeneriert ist und die regenerierte Linse viel zu groß für dieses kleine Auge erscheint.

Vergleicht man aber die Regenerate verschieden alter Tiere zur Zeit der Ablösung von der oberen Iris, so zeigt sich, daß die Regenerate älterer Tiere zu dieser Zeit nicht nur beträchtlich größer sind, sondern auch weiter differenziert als bei

jüngeren Tieren; als Beleg folgende drei Tiere: 1912, Nr. 19, 72, 134.

Triton 19, vorn dritte Zehe eben vorwachsend, nach 17 Tagen fixiert, Regenerat eben losgelöst, beginnende Faserbildung (Fig. 10).

Triton 72, vorn vier, hinten fünf Zehen, noch ohne Lider, nach 11 Tagen fixiert, Linse kurz vor der Ablösung mit deutlichem Fasernhügel (Fig. 4), und

Triton 134, noch älteres Tier, Linse noch im Zusammenhange mit der Iris, mit schönem Fasernkern (Fig. 11).

Fragt man sich nach den Ursachen der beiden soeben beobachteten Erscheinungen, so ist die Antwort nicht leicht. Man könnte den Grund vielleicht darin suchen, daß bei älteren Tieren der Regenerationsboden größer ist als bei jüngeren, und daß demnach ältere Larven schneller regenerieren und von Anfang an größere Regenerate bilden, weil sie über mehr Material zur Regeneration verfügen. Bei metamorphosierten Tieren läge der Grund zur langsameren Regeneration gegenüber den Larven dann wohl darin, daß bei ihnen die Regenerationsfähigkeit an sich geringer ist als bei jenen.

Schwieriger aber ist zu erklären, weshalb bei älteren Larven das Regenerat im Zusammenhang mit der Iris sich weiter differenziert als bei jüngeren; diese Tatsache steht im Gegensatze zur normalen Ontogenese der Linse, bei der diese sich von der Haut immer auf dem bekannten Bläschenstadium ablöst (wobei allerdings auch der Augenbecher immer gleiche Größe hat); es wäre zu untersuchen, ob sich eine Parallele ergäbe, wenn man bei Anuren verschieden alte Augen zur Erzeugung einer Linse aus der Haut bringen könnte.

Allenfalls könnte man die Erklärung darin suchen, daß bei Vorhandensein von mehr Regenerationsmaterial mehr Zellen sich in gegebener Zeit in Linsenfasern umbilden können als bei kleineren Augen, worin eine einheitliche Erklärung für beide Erscheinungen gefunden wäre.

Anderseits mögen hierbei auch vom ganzen Organismus des Tieres ausgehende Einflüsse wirksam sein, die wir bei dem ähnlichen Resultat eines andern, S. 405 zu besprechenden Experimentes annehmen müssen: es stellte sich nämlich heraus, daß eine einem jüngeren Tiere entnommene Linse, in das Auge eines älteren Tieres implantiert, in diesem älteren Auge schneller wächst als ihre Schwesterlinse, die im kleineren Tiere zurück blieb (1912, Nr. 4a und 4b, Fig. 19 und 20).

Diese Tatsache beweist, daß der ältere Organismus einen

Einfluß auf die jüngere implantierte Linse im Sinne einer Wachstumsbeschleunigung ausübt; dieser gleiche Einfluß des Organismus ist offenbar auch wirksam bei der schnelleren Bildung und Differenzierung des Regenerates älterer Larven im Vergleich mit jüngeren.

Ich verweise hier auf die Arbeit von Uhlenhuth im Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 36. 1913, die mir erst Frühjahr 1913 bekannt wurde, nachdem ich obiges Resultat schon Frühjahr 1912 erhalten hatte: in einer bewundernswert ausführlichen Arbeit konstatiert Uhlenhuth, daß die Metamorphose transplantierter Larvenaugen von *Salamandra maculata* abhängig ist vom Alter des Wirtstieres, indem sie gleichzeitig mit der Metamorphose der normalen Augen des Wirtstieres eintritt, sowohl wenn dieses älter als auch wenn es jünger war als das Entnahmetier.

Leider finde ich in der Arbeit keine Angaben über eine etwa beobachtete Beschleunigung oder Verlangsamung des Wachstums: für einen Teil des Auges, die Linse, beweist mein oben angeführtes Resultat eine solche Wachstumsbeschleunigung in Abhängigkeit von dem älteren Organismus.

Vergleicht man nun die Zeit, die gleichalte Larven verschiedener Arten zur Bildung des Regenerats benötigen, so zeigt sich, daß *Salamandrina* unter gleichen Bedingungen langsamer regeneriert als die beiden Triton-Arten.

Bei Larven von *Salamandrina* mit drei Zehen wird erst nach 25 Tagen (*Salamandrina* Nr. 38 $\frac{3}{7}$, Fig. 8) ein Regenerat mit Fasern losgelöst, während bei gleichalten *Triton taeniatus* eine Linse mit Fasernhügel schon nach 17 Tagen (1912, Nr. 19, Fig. 10) und bei gleichalten *Triton cristatus* eine solche mit Fasernkern schon nach 14 Tagen (1912, Nr. 101, Fig. 9) losgelöst ist.

Ganz beträchtlich längere Zeit aber scheint die Regeneration noch beim Axolotl zu gebrauchen, denn bei den vier Axolotl, die ich im gleichen Alter wie die obigen Tiere (Vorderbeine eben dreigeteilt) operierte, war in Fall Nr. 35 selbst nach 40 Tagen noch kein Regenerat gebildet[1]).

Ebenso konstatierte Fischel für Larven von *Salamandra maculata* (Länge etwa 35 mm), (1900, S. 52) erstaunlich lange Zeiten: er er-

[1]) Auch Röthig operierte (1898) am Axolotl ohne Erfolg: auch er konnte 34 Tage nach der Operation noch keine Regenerationserscheinungen nachweisen.

hielt erst nach 50 Tagen Faserbildung, und erst im 6. oder 7. Monat eine fertige Linse.

Es besteht somit, worauf schon Fischel (1900, S. 53—54) hinweist, offenbar ein Unterschied der Schnelligkeit der Regeneration bei den verschiedenen Spezies.

Wie sich verschiedene Arten verschieden verhalten in bezug auf die Schnelligkeit der Regeneration, so stellte sich auch eine Verschiedenheit in der Bildung des Regenerats heraus zwischen *Triton taeniatus* und *cristatus*. Man vergleiche *Triton cristatus* 1912, Nr. 61 (Fig. 16) mit *Triton taeniatus* 1912, Nr. 72 (Fig. 4) oder andern, und es zeigt sich auf den ersten Blick der Unterschied darin, daß bei *taeniatus* das Regenerat ganz in der bisher bekannten und beschriebenen Bläschenform gleichsam unter dem freien Rande der oberen Iris gebildet wird, während sich bei *cristatus* die Linsenfasern mehr hinter der Iris bilden und das ganze Regenerat so eine andere Lage in bezug auf die obere Iris einnimmt: die hintere Fläche des Regenerats bildet bei *taeniatus* einen stumpfen, bei *cristatus* einen spitzen Winkel mit dem hinteren Blatte der Iris.

Hier stammt offenbar das Material zu den ersten eigentlichen Linsenfasern zum weitaus größten Teile oder ausschließlich von der hinteren Lamelle, wie dies schon Brachet und Benoit (1900) (ähnlich) beschrieben haben.

Bei allen Arten aber löst sich, abgesehen von diesen zeitlichen und morphologischen Unterschieden, in allen Fällen das Regenerat schließlich von der Iris los. Die losgelöste Linse wächst weiter und erreicht schließlich die normale Linse auch an Größe[1]).

Schon vorher gleicht sie der normalen Linse auch im inneren Bau, wie ihn Rabl in seiner Arbeit von 1898 beschreibt; die Anordnung der Epithelkerne in Reihen ist deutlich (Trit. 1912, Nr. 3, Fig. 15) und die normalen Verhältnisse sind so vollkommen wiederhergestellt, daß man die regenerierte Linse wiederum exstirpieren kann und abermals ein Regenerat von der oberen Iris erhält, welches Experiment ich in zwei Fällen aus-

---

[1]) Ich habe nur ein Tier, Sal. 1912, Nr. 35, so lange gehalten: am 3. Mai wurde die Linse exstirpiert, am 14. Juli, also nach 77 Tagen, war die regenerierte Linse gleich groß der normalen; leider sprangen diese großen Linsen beim Schneiden teilweise aus.

führte (Sal. 1912, Nr. 31 und 49). Bei dem einen Tiere (Nr. 49) wurde das Auge hierbei verletzt, trotzdem aber ist an der Iris nach 25 Tagen der Beginn der Regeneration deutlich ($49\frac{4}{6}$); das andere Tier (Nr. 31) zeigt nach 25 Tagen die zweite regenerierte Linse im Zusammenhang mit der Iris ($31\frac{2}{1}$)[1]), (s. Fig. 21).

Auch die Zonulafasern sind wieder neugebildet: Wolff nahm 1895 (S. 388) eine Fixation der regenerierten Linse durch Zonulafasern an; Fischel bestreitet dies 1900, indem er (S. 51) sagt: »Von einer vorherigen Fixierung der Linse durch zu Zonulafasern sich differenzierende Bindegewebsfasern ist nichts wahrnehmbar«.

Doch betont Wolff 1901 (S. 340f.) abermals die Wiederherstellung der Zonulafasern, und auch ich bin mit Wolff der Ansicht, daß diesen Zonulafasern die wichtige Rolle zukommt, die regenerierte Linse nach ihrer Loslösung von der Iris in der Schwebe zu erhalten, bis sie wieder normal in der Pupille liegt und rings von der Iris umschlossen wird. Wenn Fischel (1900, S. 49) sagt, daß die Lösung »durch das Gewicht der wachsenden Linse erfolgt« und (S. 51) die Linse »nach ihrer Loslösung im Kammerwasser schwebt«, so verwies ja schon Wolff dies als unlogisch.

Tier 1912, Nr. 128, Fig. 60 scheint mir für meine Auffassung beweisend zu sein.

Anderseits hat Fischel (1900, S. 51) schon darauf hingewiesen, daß noch ein weiterer Faktor tätig ist, die regenerierte Linse an ihren richtigen Platz zu bringen: von hinten her wird sie durch den Glaskörper nach vorn gedrängt und zum Teil in die Iris hineingepreßt; da diese jedoch, wie wir unten sehen werden, meist noch kleiner als normal ist, bietet sie, im Verein mit dem vorderen Kammerwasser, der Linse von vorn her einen Widerhalt.

Jedoch zeigt der eben angeführte Fall (1912, Nr. 128, Fig. 60) wie noch andere, die ich besitze, daß die Linse durchaus nicht immer in der eben besprochenen Art in die verkleinerte Iris hineingepreßt wird, sondern hier wie anderwärts kann sie nach ihrer Loslösung von der Iris hinter der Pupille liegen, und wird doch in dieser Lage gehalten. Später erlangt sie dann fast regelmäßig ihre normale Lage in der Pupille.

[1]) Wie ich jetzt finde, machte schon 1906 Pardo diesen Versuch einer abermaligen Exstirpation der regenerierten Linse mit dem gleichen Resultat, wofür er die Bezeichnung »birigenerazione« prägte.

Nur ganz kurz möchte ich die Begleitumstände bei der Regeneration der Linse erwähnen. Sofort nach Entfernung der Linse bemerkt man im allgemeinen eine deutliche Verkleinerung der Pupille; es deutet dies vielleicht darauf hin, daß die Pupille sich normalerweise in einem gewissen Tonus befindet; möglicherweise mag es sich aber auch um eine aus andern Gründen vor sich gehende aktive Verengerung der Pupille handeln (s. hierzu auch Kap. II, 1. Versuchsreihe); diese Verkleinerung dauert oft noch einige Tage fort und kann mitunter bis zum völligen Verschwinden der Pupille führen. Mitunter verliert die Pupille auch ihre kreisrunde Form und wird horizontal oder vertikal spaltförmig, »schlitz-« oder »katzenartig«.

Danach vergrößert sich die Pupille wieder etwas, erreicht die Größe der normalen Pupille aber erst wieder nach vollendeter Regeneration, wahrscheinlich eben durch den Druck der wachsenden Linse gedehnt. Die regenerierende Linse ist ja zur Zeit der Ablösung immer beträchtlich kleiner als die normale, trotzdem füllt sie aber zu dieser Zeit die Pupille, eben weil diese verkleinert ist, meist schon ganz oder fast ganz aus. Es ist klar, daß auf diese Art das Auge seine annähernd normale Funktion bedeutend eher wieder gewinnt, als wenn eine kleine Linse in einer großen Pupille hinge und allenthalben Lichtstrahlen ins Auge einfallen könnten, die die Linse gar nicht passiert hätten.

Jedoch scheint es auch so ausgeschlossen, daß diese kleine Linse ein wirkliches klares Bild auf der Retina entwerfen kann, da ja ihre Entfernung von der Retina im Verhältnis zum Radius der Linse viel zu groß ist.

Diese Verengerung der Pupille sichert im Verein mit der oben besprochenen Funktion der Zonulafasern, sowie dem Einfluß des Glaskörpers in der hinteren, des Kammerwassers in der vorderen Kammer eine frühzeitige und gute Aufnahme der regenerierten Linse an ihrem normalen Platze.

Außerdem bemerkt man nach der Exstirpation meist in größerem oder geringerem Grade ein Schwinden des »Goldpigments«, das auf der Iris in bestimmter Anordnung verteilt ist; allmählich bildet sich auch dieses wieder in seinem normalen Zustande.

Vor allem aber zeigte sich, daß wohl in allen Fällen das operierte Auge gegenüber dem normalen bald nach der Ope-

ration im Wachstum deutlich zurück bleibt. Schon Fischel beschreibt (1900) diese Tatsache und sucht den Grund in der bei der Exstirpation der Linse stattgehabten Alteration des Auges. Wird das Auge, und auch ich besitze solche Fälle, wirklich durch die Operation stark geschädigt, so bleibt es sehr deutlich im Wachstum zurück, kann sich eventuell auch beträchtlich verkleinern; man kann somit, möchte ich sagen, bei im Verhältnis zum normalen bedeutend verkleinerten Augen auf eine starke Verletzung schließen, doch ist bei meiner Operationsmethode in einer eventuellen Alteration schwerlich der alleinige Grund für das Zurückbleiben des Auges zu suchen. Wahrscheinlicher ist es, daß nach Ausfließen des Kammerwassers, wonach, wie bekannt, die Iris prolabiert, die inneren Druckverhältnisse des Auges sich in ähnlicher Weise ändern, wie dies bei einer Amphibien-Blastula oder -Neurula nach Anstich geschieht: der Turgor der ganzen Blase sinkt beträchtlich und somit fällt der stetige auf die Zellen der Blasenwand geübte Zug fort: die Folge davon ist in jenem wie in diesem Falle nicht nur ein Stehenbleiben, sondern eventuell sogar eine Verkleinerung der ganzen Blase. Für die Bedeutung der Streckung der Schichten der Augenblase durch diesen inneren Turgor spricht die Tatsache, daß linsenlose Augen, z. B. bei Anuren, die ich selbst nach Spemanns Vorgang durch Drehung der Augenanlage auf dem Neurulastadium erhalten habe, bei kleinerem Durchmesser dickere Schichten als normalerweise zeigen.

Außerdem könnte man noch daran denken, daß das Wachstum des Auges durch die Bildung des Regenerats hintangehalten würde, doch ist hierzu, vor allem im Anfang, das für die regenerierende Linse verwandte Material im Verhältnis zum ganzen Auge doch wohl zu gering, um einen so merklichen Einfluß zu üben[1]).

Schließlich möchte ich noch kurz der Verhältnisse bei Verheilung der Cornea gedenken.

[1]) Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht der schon auf S. 390 mitgeteilte Fall Sal. 1912, Nr. 40, Fig. 18: dem Tier wurde die Linse des rechten Auges herausgenommen und reïmplantiert. Obgleich hier, wie oben besprochen, keine Regeneration auftrat, ist das Auge doch um ein Geringes im Wachstum zurückgeblieben; da aber in diesem Falle der Turgor des Auges sich sehr bald wieder herstellen konnte, ist der Durchmesser des Auges nach 10 Tagen nur um 40 μ geringer als der des normalen: dieses wird auf 61 Schnitten, jenes auf 57 Schnitten à 10 μ getroffen.

Hier gilt durchaus die Regel: die Cornea hat den normalen Zustand um so schneller wieder erreicht, je jünger das Tier ist. Man vergleiche hierzu nur Fig. 5 etwa mit Fig. 7 oder andere. Diese Tatsache findet ihre natürliche Erklärung darin, daß die Cornea bei diesen älteren Tieren ja beträchtlich komplizierter gebaut ist als bei den jungen Tieren. Eine oberflächliche Vernarbung der Cornealwunde hat bei einfachem Cornealschnitt meist schon am Tage nach der Operation stattgefunden. Daß aber auch hier Komplikationen auftreten können, sehen wir an Fig. 14.

Komplizierter gestaltet sich die Verheilung der Cornea, wenn zu bestimmten Zwecken größere Stücke der Cornea herausgeschnitten wurden: wir beobachten dann regelmäßig ein Nachrücken der benachbarten Körperhaut, die im Leben noch lange Zeit durch die Pigmentzellen deutlich ist.

Alle diese interessanten Begleitumstände muß ich den übrigen Resultaten zuliebe für diesmal hiermit abgetan sein lassen, behalte mir aber Näheres hierüber für später vor.

2. Die Verhältnisse bei Verletzung der Linse infolge der Operation.

Wie oben (S. 390) erwähnt, wurde die Linse unter 192 Exstirpationen in sechs Fällen verletzt; dies wurde stets sofort erkannt durch den Austritt von Fasersubstanz, da die exstirpierte Linse ja stets untersucht wurde. Es handelt sich um die Versuche: Sal. 1912, Nr. 31 und 44; Trit. 1912, Nr. 5, 25, 30 und Trit. 1913, Nr. 89b. Absichtlich wurde die Linse verletzt bei Sal. 1912, Nr. 47 und bei Trit. 1913, Nr. 70.

Experimente: Zwei Tiere (Sal. Nr. 44 und Trit. Nr. 30) wurden gleich nach der Operation fixiert; sie zeigen keinen Linsenrest, die verletzte Linse wurde also ganz entfernt.

Ein Tier, (1913, Nr. 89b), einen Tag nach der Operation fixiert, blieb ungeschnitten: diesem Tiere fehlen rechts die zweite und dritte Kieme, statt dessen ist die erste vergrößert und im Bogen nach dem Auge zu vorgewachsen.

Auch bei einem nach 3 Tagen fixierten Tiere (Nr. 25) ist die verletzte Linse ganz entfernt worden.

In zwei Fällen zeigte es sich, daß im Auge zurückgelassene Linsenreste resorbiert werden können: der erste betrifft ein Tier (Sal. 1912, Nr. 31), dem die regenerierte Linse abermals exstirpiert und hierbei verletzt wurde, das Linsenepithel fehlte an der Linse. Nach 3 Tagen (14. Juni) war der Linsenrest noch im Auge

sichtbar, nach 9 Tagen war er nicht mehr sichtbar und nach 25 Tagen, als das Tier fixiert und untersucht wurde, besaß es ein schönes Regenerat im Zusammenhang mit der oberen Iris (Fig. 21), der Linsenrest war resorbiert.

Bei dem andern Tiere (1913, Nr. 70), wurde die Linse herausgenommen, absichtlich zerdrückt und zwei Stückchen wieder ins Auge gebracht; nach 4 Tagen war ein Linsenstück noch sichtbar; nach 14 Tagen (6. August) wurde das Tier fixiert. Es besaß eine schöne, eben losgelöste Linse, d. h. das Regenerat war im Verhältnis zum Alter des Tieres (beginnende Lidbildung bei der Fixation) normal weit. Die implantierten Stücke waren vollständig resorbiert.

Anders verhielten sich dagegen die Tiere Trit. Nr. 5 und Sal. Nr. 47.

Bei Trit. Nr. 5, Alter vorn vier Zehen, hinten drei eben angedeutet (= 1912, Nr. 2), fehlte laut Protokoll das Epithel an der exstirpierten Linse, so daß nur der Faserkern entfernt wurde. Dieses Tier zeigt nach 12 Tagen eine Linse mit Fasern, ohne Zusammenhang mit der Iris. Die Iris selbst ist unverändert (Fig. 12). Vergleicht man diesen Befund mit dem gleichalten Nr. 2 (Fig. 3), ebenfalls nach 12 Tagen fixiert, so zeigt die Größe der Linse bei Nr. 5, daß sie hier offenbar aus dem zurückgebliebenen Epithel gebildet ist. Interessanterweise ist die Iris unverändert! Daß die Linse tatsächlich aus dem zurückgebliebenen Epithel gebildet ist, ergibt sich auch daraus, daß auf zwei Schnitten ($\frac{2}{14}$ und $\frac{3}{1}$) noch einigermaßen die Anordnung der Kerne in Reihen erkenntlich ist, charakteristisch für die fertige Linse!

Den sicheren Beweis dafür aber, daß Linsenreste regenerieren können, bringt *Salamandrina* 47 (Fig. 13). Dem Tiere wurde am 13. Mai 1912 die Linse zertrümmert und teilweise im Auge belassen; nach 14 Tagen wurde das Tier fixiert und untersucht: der Linsenrest hat eine kleine Linse gebildet und die obere Iris beginnt zu regenerieren. Es besteht kein Zweifel, daß in diesem Falle zwei Linsen zustande gekommen wären. Weshalb es bei 47 trotz des Vorhandenseins des kleinen Linsenrestes zu einer Regeneration von der oberen Iris kam, während diese bei Trit. Nr. 5 unterblieb, werden wir nach den Resultaten des II. Kapitels verstehen: der Linsenrest übte bei 47 keinen Druck mehr auf die Iris aus, während dies bei 5 offenbar der Fall war, da die Iris hier der Linse dicht anliegt (vgl. hierzu II. Kapitel).

Schon Wolff und die andern Autoren haben die Möglichkeit dieser Bildung einer Linse von Linsenresten für Triton angenommen,

doch, soviel mir bekannt ist, noch nicht für diese Art speziell nachgewiesen.

Beim Menschen[1]) findet man nach Linsenextraktion an Stelle der alten Linse nur etwas weiter entwickelte Reste zurückgebliebener Linsensubstanz, die von pathologischer Form und in physiologischer Hinsicht äußerst mangelhafte Apparate sind.

Für das Kaninchen[1]) fand Randolph (1900), daß Regeneration eintritt, wenn einzelne Teile der Linse zurückbleiben; die regenerierte Linse kann die Dimensionen der entfernten annähernd erreichen.

Meine beiden oben angeführten Resultate für Triton zeigen, wie berechtigt die schon von Wolff und allen späteren Untersuchern geübte Vorsicht war, stets auf eine vollkommene Entfernung der Linse sorgsam bedacht zu sein.

II. Kapitel.

Ist der wegfallende Druck der Linse die Ursache der Regeneration oder der Wegfall einer Sekretion von seiten der Linse?

Nachdem wir im I. Kapitel gesehen haben, daß eine Regeneration auch dann eintritt, wenn bei der Exstirpation der Linse jegliche Reizung der Iris, soweit nur irgend möglich, vermieden wurde, daß also mit andern Worten die Regeneration wohl schwerlich als eine direkte Reizwirkung der Operation aufzufassen ist, gehen wir dazu über, zu untersuchen, ob und inwieweit der wegfallende Druck der Linse auf die Iris die wirksame Ursache ist — oder ob der Wegfall einer Sekretion von seiten der Linse das Auge zur Regeneration veranlaßt.

Schon Fischel hat in seiner Arbeit von 1903, S. 65 ff., die Möglichkeit eines Einflusses der Druckverhältnisse, des »zum Ersatz des Fehlenden nötigen Raumes«, experimentell untersucht, indem er eben diesen durch Exstirpation der Linse frei gewordenen Raum durch Implantation von Kartoffelstückchen, Brotkügelchen oder Corneastücken ausfüllte; bei Einpflanzen von Cornea wurde in einem Falle (S. 76—77, Fig. 48) die Regeneration verhindert.

Der Hinweis auf die Wahrscheinlichkeit der Wirkung sekretorischer Vorgänge für die Regeneration stammt von Spemann (1905, S. 431), wie schon in der Einleitung ausgeführt wurde: Spemann nimmt an, daß das Auge nach Auslösung einer Linse seine linsen-

[1]) Nach dem Referat von Kallius, Sehorgan, in: Anatom. Hefte. Abt. II. Hft. 44. S. 451.

auslösende Fähigkeit behält, daß diese bei Vorhandensein einer Linse aber entweder schlummert oder durch Einflüsse der Linse, die vielleicht chemischer Natur wären, paralysiert wird; nach Wegfall der Linse wirkt das linsenbildende Agens von neuem.

Experimentell untersucht wurde die Möglichkeit dieser sekretorischen Vorgänge und ihre Bedeutung auf die Regeneration der Linse, soviel mir bekannt, bis jetzt noch nicht.

Um die Bedeutung des Wegfalls des Druckes der Linse einerseits und einer eventuellen Sekretion der Linse anderseits zu untersuchen, wurden drei Reihen von Experimenten ausgeführt.

1. Versuchsreihe: Implantation einer (meist) kleineren Linse.

Von der Voraussetzung ausgehend, daß analog den Exstirpationsversuchen am Pankreas (v. Mering und Minkowsky, 1898) auch eine geringere Sekretion der Linse, d. h. die Sekretion einer kleineren Linse genügen könnte, um einer Neubildung von seiten des Irisrandes entgegen zu arbeiten, exstirpierte ich einem älteren Tiere die Linse und implantierte die kleinere Linse eines jüngeren Tieres, zunächst der gleichen Art.

Hierdurch änderte sich der auf die Iris ausgeübte Druck, während die Sekretion, wenn vorhanden, von der kleineren Linse in geringerem Maße, erhalten und wirksam blieb.

Im Verlaufe der Experimente tauschte ich dann auch gleichgroße Linsen aus und auch solche zwischen verschiedenen Arten.

Es gehören hierher 21 Versuche: (1912: Nr. 4, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 14, 32, 34, 36, 63, 64, 65, 75, 78, 95, 96, 97, 98 und Trit.-Sal. 40).

Die Resultate stellten sich folgendermaßen: A. die implantierte Linse kann erhalten bleiben und einheilen oder B. früher oder später zerfallen oder ausgestoßen werden.

A.: Bleibt die Linse erhalten, was bei neun Tieren der Fall war (4, 6, 7, 32, 34, 36, 65, 95 und 96), so ist das Resultat ein verschiedenes, je nachdem die Linse ganz wie eine normale in der Pupille liegt, oder aber mehr oder weniger in der vorderen oder hinteren Kammer. Liegt die implantierte Linse wieder normal in der Pupille, so daß die (verengerte) Iris sich ihr ringsum dicht anschließt, so unterbleibt eine Regeneration.

Liegt jedoch die aus dem jüngeren Tiere implantierte kleinere Linse mehr oder weniger in der vorderen oder hinteren Kammer, so wird eine Regeneration eingeleitet.

Das erstere trat in fünf Fällen ein (Nr. 4a, 7a, 32a, 95 und 96). In allen diesen fünf Fällen ist die Regeneration unterblieben.

Experimente: Bei 95 und 96 wurde einem *Triton cristatus* eine gleichgroße Linse von *Triton taeniatus* implantiert, die also, wegen des Größenunterschiedes der beiden Arten, von je einer älteren *taeniatus*-Larve stammte: beide Tiere wurden nach 7 Tagen fixiert, die implantierte Linse ist wohlerhalten, die Iris unverändert, während sonst bei Larven gleichen Alters nach der gleichen Zeit (1912, Nr. 86) die erste Veränderung der Iris deutlich ist.

Bei 32 wurde einem *Triton taeniatus* eine kleinere Linse von *taeniatus* implantiert und das Tier nach 6 Tagen fixiert. Die Linse liegt in der Pupille, die Iris ist unverändert; ein gleichaltes Tier (1912, Nr. 16) weist nach der gleichen Zeit bei einfacher Exstirpation schon ein deutliches Regenerat auf, da es sich hier um ältere Tiere als die obigen handelt.

Bei 4a und 7a wurde wie bei 32 einem *taeniatus* eine jüngere *taeniatus*-Linse implantiert; Nr. 7a wurde nach 12 Tagen fixiert, zugleich mit dem Entnahmetier (7b): die implantierte Linse liegt in der Pupille, die Iris ist unverändert, die Linse aber in dem älteren Tier schneller gewachsen, als ihre Schwesterlinse in dem jüngeren!

Das gleiche war bei 4a und 4b der Fall, hier noch viel deutlicher, da beide Tiere erst nach 30 Tagen fixiert wurden: die implantierte Linse hat die neue Schwesterlinse fast an Größe erreicht und übertrifft an Größe deutlich die in b zurückgebliebene alte Schwesterlinse, wie aus der Abbildung (Fig. 19 und 20) ohne weiteres ersichtlich; das an ihrer Stelle gebildete Regenerat ist noch kleiner als die linke Linse von b. Es zeigt deutliche große Vakuolen, wie sie auch Fischel (1900, S. 65) beschreibt[1]).

Betrachten wir nun die Fälle, in denen die Linse erhalten blieb, aber nicht normal in der Pupille lag; dies war bei vier Tieren der Fall (Nr. 6, 34, 36, 65).

Nr. 34 hat kein Interesse: die Linse lag nach 6 Tagen etwas mehr in der hinteren Kammer, die Iris ist fast ganz unverändert.

Bei Nr. 6a trat die Linse am 2. oder 3. Tage mehr in die vordere Kammer, so daß die Iris ihr weniger fest anlag: das Tier

---

[1]) Ich besitze eine Larve von *Rana esculenta* (1911, Nr. 67), bei der eine aus der normalen Haut gebildete Linse genau die gleichen Vakuolen aufweist.

zeigt nach 10 Tagen (6a $\frac{3}{2}$) eine geringe, aber deutliche Veränderung der oberen Iris, ein aus nur wenigen Zellen bestehender Regenerationsversuch; wäre diesem Tiere die Linse nur exstirpiert worden, so hätte es nach 10 Tagen mindestens den Beginn der Faserbildung zeigen müssen.

Einander sehr ähnlich sind die beiden andern Fälle: Nr. 36 und 65. Bei 36 wurde einem *taeniatus* eine kleinere *taeniatus*-Linse, bei Nr. 65 einem *cristatus* eine gleichgroße *taeniatus*-Linse implantiert. In beiden Fällen lag jedoch die Iris der Linse nicht dicht an, in beiden Fällen ist eine Regeneration eingetreten und das Regenerat dann von der Linse gedrückt worden, bei 36 ist es deutlich auf der Linse nach hinten gewachsen (Fig. 23).

Genau die gleiche Erfahrung machte Fischel 1903, indem auch bei seinen Experimenten der Implantation von Fremdkörpern diese auf die Wachstumsrichtung der Regenerate deutlich von Einfluß waren.

Das Resultat dieser Experimente zeigt, daß entgegen der S. 404 gemachten Voraussetzung auch bei Vorhandensein einer kleineren Linse mit ihrer eventuellen Sekretion Regeneration eingeleitet werden kann, wenn nämlich die Iris sich der Linse nicht wieder dicht angelegt hatte (6a, 36, 65).

Ist dagegen durch Verengerung der Iris der Druck der Linse wieder annähernd hergestellt, so unterbleibt, selbst nach 30 Tagen (Nr. 4a), jegliche Regeneration.

Dies weist fraglos darauf hin, daß bei Vorhandensein eines Gegendruckes Regeneration unterdrückt werden kann, die sonst unter gleichen Verhältnissen zum mindesten eingeleitet worden wäre; hierdurch ist der eine von Fischel mitgeteilte Fall durch drei weitere aus einer andern Art des Experimentes gewonnene Fälle vermehrt.

Als Nebenresultat von besonderem Interesse stellte sich bei diesen Experimenten heraus, daß eine kleinere Linse, in ein älteres Tier implantiert, schneller wächst als ihre im jüngeren Tiere zurückgelassene Schwesterlinse. Die theoretische Bedeutung und die Gründe dieser Erscheinung sind schon oben (I. Kap. S. 396) besprochen.

Als weiteres Nebenresultat ergab sich die interessante Tatsache, daß auch die Linse einer andern Art einheilen kann.

Daß man aber auch zwischen verschiedenen Gattungen die Linse austauschen kann, zeigte folgender Versuch: Einem

Triton taeniatus (1912, Trit.-Sal. 40a) wurde die Linse exstirpiert und einer gleichgroßen Larve (40b) von *Salamandrina perspicillata* implantiert. Bei *Salamandrina* hielt sich diese Tritonlinse glasklar und lag, als die Tiere nach 15 Tagen fixiert wurden, normal in der Pupille, obgleich sie für das Auge etwas zu groß war (Fig. 22). Die Tritonlarve hatte inzwischen eine neue Linse regeneriert.

Zwei Versuche der Implantation einer Anurenlinse in eine Tritonlarve endeten durch den Tod der Tiere resultatlos.

Ein ähnliches »gemischtes« Auge wie das soeben besprochene erhielt Spemann (1907, S. 384) auf ganz andere Art: einer Larve von *Rana esculenta* wurde auf dem Neurulastadium aus der weit offenen Medullarplatte die Anlage für das rechte Auge, unter Schonung der außerhalb der Wülste liegenden Linsenbildungszellen, herausgeschnitten und durch die rechte Augenanlage einer Neurula von *Bombinator* ersetzt: nach Schluß der Medullarplatte bildete sich aus der implantierten Anlage ein Auge von *Bombinator*, in dem eine Linse aus der Haut von *Rana esculenta*, dem Wirtstiere, liegt.

Hier besaß demnach eine Larve von *Rana esculenta* ihre eigene Linse und einen gattungsfremden Augenbecher, während meine oben besprochene Salamandrinenlarve ihren eigenen Augenbecher mit einer gattungsfremden Linse während 15 Tagen besaß.

B.: Die andere Möglichkeit nach Implantation einer kleineren Linse war die, daß diese Linse früher oder später ausgestoßen wird oder zerfällt; hierher gehören die übrigen elf Fälle (1912: Nr. 9, 10, 12, 13, 14, 63, 64, 75, 78, 97 und 98).

Das Resultat ist dann kurz folgendes: wird die Linse früher oder später ausgedrängt, so ist die Regeneration nach bestimmter Zeit entsprechend verzögert.

Zerfällt dagegen die Linse im Auge selbst, so ist die Verzögerung der Regeneration noch eine beträchtlichere; die Regeneration wird hierbei länger verzögert, als der mechanische Druck der implantierten Linse auf die Iris gewirkt hat. Hierbei ist wie immer besonders auch auf das Alter des Tieres zur Zeit der Exstirpation zu achten.

Experimente: Eine Verzögerung der Regeneration bis zur Zeit der Ausstoßung der Linse zeigen folgende Tiere: *Triton taeniatus* 9a und 10a, verglichen mit Nr. 2, gleichalte Tiere, nach 12 Tagen fixiert: bei 10a (Fig. 25) war die Linse schon am nächsten Tage in die vordere

Kammer gedrängt und dann ausgestoßen: das Regenerat ist nach 12 Tagen gleich weit wie bei Nr. 2 (Fig. 3), welchem Tiere nur die Linse exstirpiert wurde. Bei Nr. 9a (Fig. 24) lag dagegen die Linse noch am 3. Tage in der Iris und diese ihr dicht an; die Linse wurde später ausgestoßen, das Regenerat ist weniger weit entwickelt.

Das gleiche ist der Fall beim Vergleich von Nr. 75, bei welchem Tiere die Linse nach 3 Tagen noch klar war, mit einem sogar etwas jüngeren Tiere (1912, Nr. 94), dem die Linse exstirpiert wurde und das nach der gleichen Zeit (11 Tage) ein weiter entwickeltes Regenerat besitzt.

Daß die Ursache des weniger weit entwickelten Regenerates tatsächlich aktiv im Vorhandensein einer Linse und nicht etwa in einer größeren Schädigung infolge der komplizierteren Operation zu suchen ist, sehen wir außer an dem oben erwähnten Nr. 10a (Fig. 25) noch an den beiden folgenden: bei dem Tiere 12a, dem die kleinere Linse von 12b implantiert wurde, ist, da diese schon am nächsten Tage in die vordere Kammer gedrängt wurde, das Regenerat nach 14 Tagen ganz entsprechend weiter entwickelt als bei dem gleichalten 2 nach 12 Tagen bei einfacher Exstirpation der Linse. — Nr. 12b, jünger als 12a, erhielt eine Linse von 12c implantiert, die ebenfalls schon am nächsten Tage in die vordere Kammer gedrängt war: sein Regenerat ist nach 14 Tagen entsprechend kleiner als das von 12a, weil eben 12b jünger war als 12a. In diesen Fällen wurde also die Regeneration gar nicht verzögert, weil eben die implantierte Linse schon so bald ausgedrängt war.

Als Resultat ergibt sich, daß die Regeneration entweder erst nach Ausdrängung der Linse aus der Iris einsetzt oder zum mindesten durch die Linse stark hintangehalten wird.

Die gleiche Verzögerung beobachtet man, wenn die implantierte Linse im Auge selbst zerfällt; hierbei wird aber die Regeneration länger verzögert, als der mechanische Druck der Linse wirksam ist.

Der beginnende Zerfall der Linse ist beim lebenden Tiere daran zu erkennen, daß die Linse zunächst weißlich getrübt erscheint; danach verliert sie ihre runde Form, die Zerfallsmassen sind noch eine Weile im Auge sichtbar, und schließlich verschwinden sie ganz — sie werden resorbiert.

Dabei handelt es sich in vier Fällen (13a, 14a, 63, 98) um Larven der gleichen Art; es ist mir nicht möglich, eine Vermutung

auszusprechen, weshalb hier die implantierte Linse der gleichen Art zerfiel, während, wie wir oben gesehen haben, die Linse einer andern Art und selbst Gattung erhalten bleiben kann und ein Linsenrest, wie erwähnt, gegebenenfalls regeneriert.

Experimente: Als Beleg gebe ich folgende zwei Tiere: bei dem ersten (1912, Nr. 64, Fig. 26), war die implantierte Linse am nächsten Tage leicht getrübt und nach 3 Tagen in Zerfall; als das Tier nach 10 Tagen fixiert wurde, hatte die Regeneration kaum begonnen; ein nur wenig älteres Tier (1912, Nr. 135, Fig. 6) zeigt nach ebenfalls 10 Tagen eine regenerierte, losgelöste Linse.

Bei dem andern Tiere (1912, Nr. 13a, Fig. 27) war die Linse bereits am nächsten Tage in Zerfall; als das Tier nach 7 Tagen fixiert wurde, zeigte die obere Iris die erste Veränderung, von der zerfallenden Linse ist noch ein Rest im Auge sichtbar; das Exstirpationstier (13b, Fig. 28) zeigt nach ebenfalls 7 Tagen schon ein deutliches Bläschen, obgleich es noch jünger ist als 13a.

Zur Kontrolle gebe ich noch die Nummern der andern Tiere und die der Vergleichstiere: Nr. 14a, verglichen mit Nr. 2; Nr. 63 und 98, verglichen mit Nr. 18 und 20; Nr. 78 verglichen mit Nr. 82 und Nr. 97 mit Nr. 86.

Diesen hemmenden Einfluß der zerfallenden Linse könnte man darin suchen, daß die Zerfallsprodukte als solche schädigend wirken — oder aber darin, daß beim Zerfall der Linse noch immer eine Sekretion von seiten der Linse wirkt; auf die Wahrscheinlichkeit einer solchen sekretorischen Wirkung der Linse weist die Tatsache, daß in den Fällen der Erhaltung der Linse bei anormaler Lagerung zwar Regeneration eingeleitet, aber nicht normal weit gediehen war.

Als Resultat aus diesen Experimenten ergibt sich somit, daß eine Regeneration ganz unterblieb, wenn die implantierte Linse, selbst eine art- oder gattungsfremde, normal in die Pupille einheilte (S. 405).

Blieb die Linse zwar erhalten, indem sie jedoch mehr oder weniger in der vorderen oder hinteren Kammer lag, so wurden Regenerationserscheinungen eingeleitet (S. 406).

Zerfiel die Linse im Auge selbst, so trat Regeneration ein, die jedoch länger verzögert war, als der mechanische Gegendruck der Linse auf die Iris gewirkt hatte (S. 408).

Fällt durch Ausstoßung der Linse aus dem Auge jeglicher Einfluß der Linse fort, so setzt danach allsogleich Regeneration ein (S. 407).

Daraus folgt mit großer Wahrscheinlichkeit, daß der Druck der Linse sowohl als auch eine von ihr ausgehende sekretorische Wirkung — die ja beide noch in diesem Experiment verquickt waren — hemmend auf die Regeneration einwirken können.

Somit mußte es sich im folgenden darum handeln, nach Experimenten zu suchen, bei denen im einen Falle die Sekretion der Linse ganz ausgeschaltet würde, um die Wirkung des Druckes allein zu untersuchen, — im andern Falle aber den Druck ganz auszuschalten und die Sekretion voll wirksam zu erhalten. Hiermit beschäftigen sich die Experimente der zweiten und dritten Versuchsreihe.

2. Versuchsreihe: Implantation einer fixierten bzw. einer Paraffinlinse.

Bei den jetzt zu besprechenden Versuchen handelte es sich, wie soeben gesagt, darum, eine Methode zu finden, die Sekretion der Linse ganz auszuschalten und den Druck allein wirken zu lassen.

Zu diesem Zwecke versuchte ich zunächst nach Exstirpation der Linse die Reïmplantation einer in Alkohol fixierten Linse, die vorher natürlich gut ausgewaschen worden war.

Experimente: Es wurden fünf solcher Experimente gemacht: (1912, Nr. 44, 45, 46, 107 und 108). Nr. 44 wurde nach einem Tage fixiert, die fixierte implantierte Linse war ausgedrängt.

Nr. 107 und 108, *Triton cristatus*, hatten ebenfalls schon am nächsten Tage die Linse ausgedrängt. Sie waren gleich alt und wurden nach 12 Tagen fixiert. Bei Nr. 107 war das Auge unverletzt, das Regenerat normal weit, bei Nr. 108 das Auge verletzt, das Regenerat bedeutend weniger weit — nebenbei ein Beweis für die Verzögerung der Regeneration durch Verletzung des Auges.

Ein interessantes Resultat aber lieferten Nr. 45 und 46: die Tiere waren zur Zeit der Operation gleich alt, die Vorderbeine besaßen die normalen vier Zehen, an den Hinterbeinen war die fünfte Zehe noch nicht sichtbar. Beiden wurde am 20. Juni nach Exstirpation der Linse je eine gleichgroße fixierte Linse implantiert.

Bei Nr. 45 wurde die Linse mehr in die hintere Kammer gedrängt; am nächsten Tage lag die Iris der Linse dicht an, aber schon am 22. war die Linse mehr in die vordere Kammer und am 23. so weit herausgetreten, daß die Iris ihr nicht mehr anlag. Nach 7 Tagen war die Linse in vollem Zerfalle. Als das Tier nach 13 Tagen, am

3. Juli, fixiert wurde, besaß es ein schönes Regenerat mit Linsenfasern (Fig. 30), etwa gleichweit wie *Triton taeniatus* 72 (Fig. 4), 1912, ein älteres Tier nach 11 Tagen. Die Linse hat also höchstens 2 Tage hemmend auf das Regenerat gewirkt.

Anders bei Nr. 46: hier befand sich die Linse noch nach 4 Tagen wie direkt nach der Operation in der Pupille und die Iris lag ihr dicht an, ebenso noch nach 7 Tagen, doch begann nunmehr die Linse zu zerfallen. Am nächsten Tage war auch diese Linse in vollem Zerfalle. Das Tier wurde nach 10 Tagen, am 30. Juni, fixiert. Sein Regenerat ist gegenüber 45 aber ganz beträchtlich zurück (Fig. 29), es ist sogar noch weniger weit entwickelt, als ein bedeutend jüngeres Tier (1912, Trit. Nr. 2, Fig. 3) nach 12 Tagen.

Auch durch dieses Experiment wird demnach deutlich ein hemmender Einfluß des Druckes auf die Regeneration erwiesen.

Der Vergleich der Tiere, Triton 107 und 108, zeigt außerdem, daß durch eine Verletzung des Auges die Regeneration bedeutend verlangsamt werden kann.

Der Zerfall der fixierten Linse war wohl nicht vom Auge aus aktiv beeinflußt bzw. beschleunigt worden, denn in Wasser aufbewahrte fixierte Kontrollinsen zerfielen innerhalb der gleichen Zeit.

Erstaunlich ist hierbei, daß das Auge durch diese Zerfallsprodukte einer abgetöteten Linse durchaus nicht geschädigt wurde, ebensowenig wie durch die zerfallende Linse des vorigen Experimentes. Da in fünf Fällen (13a, 14a, 63, 97, 98) zur Zeit der Fixation noch ein Rest der zerfallenen Linse im Auge sichtbar ist, und in den andern Fällen (64, 45, 46) im Leben der allmähliche Zerfall der Linse beobachtet wurde, nach der Fixation bei diesen Tieren im Auge aber keine Reste mehr nachzuweisen sind, muß ein allmähliches Fortschaffen der Detritusmassen stattfinden.

Implantation einer Paraffinlinse.

Da durch diesen Zerfall der fixierten Linse dem Experiment ein ungewollt frühes Ende gesetzt war, wurde noch eine andere Methode gewählt: ich fixierte eine Anzahl exstirpierter Linsen, färbte sie in Boraxkarmin, entwässerte sie und durchtränkte sie mit Paraffin. Diese gefärbten Paraffinlinsen sollten an Stelle der exstirpierten eingesetzt werden. Der große Vorteil dieser Methode wäre der gewesen, daß das Implantat keinerlei Veränderung durch den Organismus ausgesetzt war und bei der weiteren Verarbeitung schließlich im Präparat genau das gleiche Bild wie eine normale Linse ergeben hätte.

Bis jetzt habe ich nur vier derartige Experimente (1912, Nr. 81, 82, 110, 111) gemacht, die jedoch leider resultatlos verliefen, da die Paraffinlinse in drei Fällen schon am nächsten Tage (81, 82, 111), in einem Falle (110) nach 4 Tagen ausgestoßen wurde. Alle vier Tiere haben regeneriert, jedoch läßt sich selbst bei Nr. 110 eine Verzögerung durch die Paraffinlinse deshalb nicht nachweisen, weil das Auge in diesem Falle sehr stark verletzt und zum Teil degeneriert ist; trotzdem ist auch hier nach 18 Tagen eine losgelöste Linse mit Faserkern vorhanden.

Als Resultat aus diesen Experimenten ergibt sich demnach, daß in einem Falle der Implantation einer in Alkohol fixierten Linse (Nr. 46) diese der Iris 7 Tage lang dicht anlag und in diesem Falle eine deutliche Verzögerung der Regeneration beobachtet wurde.

Diese Verzögerung ist aber nicht auf eine Schädigung durch die Zerfallsprodukte zurückzuführen, da bei Nr. 45 die implantierte Linse ebenfalls im Auge zerfiel, ohne daß die Regeneration wesentlich verzögert wurde, während sie doch gerade beträchtlicher hätte verzögert werden müssen, da der Zerfall und somit seine schädigende Wirkung hier eher eingetreten wäre.

Das Resultat dieses Versuches, bei dem die Sekretion der Linse ganz ausgeschaltet war, spricht demnach ebenfalls wie die S. 406 und 411 angeführten Fälle für einen hemmenden Einfluß des Gegendruckes der Linse.

Die Tatsache, daß die Regeneration durch den Zerfall einer abgetöteten Linse nur unwesentlich verzögert wurde, verdient vor allem Beachtung im Vergleich mit den S. 409 mitgeteilten Experimenten, wobei die Regeneration durch eine im Auge zerfallende lebende Linse ganz beträchtlich verzögert worden ist. Hieraus dürfte wohl mit Recht gefolgert werden, daß diese Hemmung der Regeneration in der Tat auf einen noch fortwirkenden chemischen Einfluß der lebenden Linse ursächlich zurückzuführen ist, welche Annahme dort (S. 410) nur als Möglichkeit hingestellt war.

3. Versuchsreihe: Verlagerung der Linse in die hintere Kammer.

Bei diesen Versuchen kam es darauf an, wie schon S. 410 gesagt, den Druck der Linse ganz auszuschalten und ihre Sekretion voll wirken zu lassen: dies hoffte ich zu erreichen, indem ich die Linse des Auges in die hintere Kammer drängte.

Schon Fischel machte (1900, S. 112ff.), aus andern Gründen, dies Experiment, bemerkt jedoch (S. 169, Anm. 1), daß hierbei einige Male die Linse erheblich verletzt wurde, und hat nur in einem Falle bei erhaltener Linse eine Bildung gefunden, die aber nach seinen eigenen Worten (1900, S. 117) nur »eine entfernte Ähnlichkeit mit den Vorstadien einer regenerierten Linse hat«.

Während Fischel durch Druck auf die Cornea die Linse in die hintere Kammer drängte, öffnete ich (mit Ausnahme von 1913, Nr. 58, wo ich die Cornea nur durchstach) in allen Fällen die Cornea und drängte danach die Linse in die hintere Kammer — oder hob sie erst heraus und reïmplantierte sie dann in die hintere Kammer.

In dieser Art wurden zehn Tiere operiert: 1912, *Salamandrina* Nr. 42 und 43; Triton Nr. 8, 76, 80, 131 und 136; 1913, Triton Nr. 58, 59, 68.

Leider hatte auch ich in keinem einzigen Falle den gewünschten Erfolg, daß nämlich die Linse längere Zeit in der hinteren Kammer liegen bliebe: die Linse heilte entweder wieder ein, oder sie zerfiel oder wurde ausgedrängt.

In vier Fällen heilte die Linse wieder normal in die Pupille ein, ohne daß Regenerationserscheinungen auftraten: (*Salamandrina* 43; Triton 1912, Nr. 8; 1913, Nr. 58, 68).

Experimente: Bei Triton 8 liegt die Linse nach 3 Tagen normal in der Pupille, die Iris ist unverändert.

Bei Nr. 58 und 68, 1913, trat eine deutliche Verengerung der Pupille auf. Trotzdem war die Linse schon nach 2 bzw. 1 Tage wieder in die Pupille eingetreten. Nr. 58 nach 8 und Nr. 68 nach 10 Tagen fixiert, unterscheiden sich in nichts von einem normalen Tiere, die Iris ist vollkommen unverändert.

Das gleiche gilt für *Salamandrina* Nr. 43, wo die Linse nach 27 Tagen wieder wie normal in der Pupille liegt, ohne daß Regeneration eingetreten ist.

In zwei Fällen konnte man den Zerfall der Linse im Auge beobachten: bei Nr. 76 und 136 war nach 1 bzw. 3 Tagen die zerfallende Linse noch im Auge zu erkennen; in beiden Fällen trat Regeneration ein, Nr. 136 zeigt nach 15 Tagen eine große regenerierte Linse, natürlich beträchtlich kleiner als die normale, deren Kerne sich aber schon in Reihen ordnen.

In drei Fällen (*Salamandrina* Nr. 42; Trit. 1912, Nr. 80; 1913, Nr. 59) wurde die Linse wohl ausgestoßen oder zerfiel, in allen drei Fällen trat Regeneration ein.

Bei Nr. 131, 1912, wurde weder der Zerfall noch auch das Ausstoßen der Linse beobachtet. Nach 18 Tagen war aber auch hier ein schönes Regenerat vorhanden. Leider kam dieser eine Objektträger mit den entsprechenden Schnitten abhanden.

Als Resultat ergibt sich also nur, daß die Linse entweder wieder einheilte, wobei dann die obere Iris keinerlei Veränderung zeigte — oder aber zerfiel bzw. abgestoßen wurde, wonach Regeneration eintrat.

Das gleiche gilt, wenn man die Linse nicht nach Durchschneidung der Cornea in die hintere Kammer drängt, sondern erst herausnimmt und wieder reïmplantiert. Hierzu zwei Versuche: bei dem einen Tiere (Triton 1912, Nr. 90) wurde die Linse herausgenommen, untersucht und reïmplantiert. Nach 3 Tagen war die Linse noch klar, nach 5 Tagen wohl ausgestoßen, nach 11 Tagen ist die beginnende Regeneration deutlich.

In dem andern Falle (*Salamandrina* 40), heilte die herausgenommene und reïmplantierte Linse wieder wie normal ins Auge ein, die Iris zeigt nach 10 Tagen keine Veränderung (Fig. 18).

Der eigentliche Zweck dieses Experimentes, den Druck der Linse auf die Iris ganz auszuschalten und doch ihre volle Sekretion im Auge wirken zu lassen, war somit in keinem Falle erreicht.

Da die Versuche der Implantation einer Paraffinlinse einerseits und der Verlagerung der normalen Linse in die hintere Kammer anderseits, falls sie in der erhofften Art gelängen, wohl eine ganz eindeutige Antwort auf die genau präzisierte Frage erwarten ließen, halte ich es für durchaus der Mühe wert, sie gegebenenfalls zu wiederholen, da es sich nur darum handeln würde, sie in genügender Anzahl auszuführen, um neben mißglückten sicherlich auch gelungene Resultate zu erhalten. In den beiden bisher auf alle diese Experimente verwandten Jahren war mir dies leider noch nicht möglich[1]).

Fassen wir die Resultate dieses Kapitels mit Rücksicht auf die Fragestellung des Kapitels zusammen, so zeigt sich, daß »Druck« oder »Sekretion der Linse« keine Alternative ist: für den Druck sowohl als auch für die Sekretion der Linse haben sich Momente

[1]) Vergleiche hierzu aber III. Kapitel, 4. Versuchsreihe S. 435.

ergeben, beide können offenbar die Regeneration hemmend beeinflussen.

Fragen wir uns nun, in welcher Art zunächst der Druck hemmend wirken könnte, so könnte man erstens eine direkte Wachstumshemmung auf die Iriszellen annehmen — und diese Ansicht ist vielleicht die bis jetzt allein erwogene, wenn Fischel von der »Schaffung des nötigen Raumes« spricht[1]).

Bei dieser Auffassung müßte man jedoch die weitere Annahme machen, den Iriszellen selbst die dauernde Bereitschaft und Fähigkeit zu dieser Linsenregeneration mit all ihren komplizierten histologischen Veränderungen zuzusprechen.

Eine andere Auffassung von der Wirkungsweise des wegfallenden Druckes wäre die, daß das Auge als Ganzes durch den Wegfall des Linsendruckes auf die Iris zu Wirkungen veranlaßt würde, die ihrerseits eine Regeneration aus der Iris auslösen.

Diese Wirkungen auf die Iris könnten einerseits in einer Reizleitung bestehen, indem entweder auf nervösem Wege und durch Vermittlung des Zentralnervensystems oder aber durch Wirkung von Zelle zu Zelle die Iris irgendwie zur Regeneration veranlaßt würde — anderseits könnte es sich um eine sekretorische Beeinflussung der Iris handeln; ein solches Sekret könnte seinerseits entweder von Zelle zu Zelle wirkend sich gleichsam in der oberen Iris ansammeln — oder aber sich frei durch den Raum des ganzen Augeninnern auszubreiten vermögen.

Ganz ähnlich könnte eine Sekretion der Linse entweder die Zellen der Iris dauernd direkt hemmend beeinflussen, eine an sich wohl etwas unwahrscheinliche Annahme — oder es könnte durch eine sekretorische Wirkung von seiten der Linse die linsenauslösende Fähigkeit des Augenbechers, die auch nach Auslösung der normalen Hautlinse fortbestände, paralysiert werden und nach Wegfall dieser paralysierenden Sekretion nun in gleicher Weise auf die Zellen der Iris linsenbildend wirken, wie einst auf die Zellen der Haut.

Diese Verhältnisse und Möglichkeiten experimentell näher zu untersuchen, soll die Aufgabe des III. Kapitels sein.

---

[1]) Übrigens muß ich hier betonen, daß Fischel nicht etwa in der Schaffung des freien Raumes die auslösende Ursache sieht, sondern in einer durch die Operation gesetzten Alteration der Iris.

III. Kapitel.

Besitzt die obere Iris in sich selbst die Fähigkeit der Bildung von Linsenfasern, oder benötigt sie hierzu Einflüsse des Auges?

1. Versuchsreihe: Verlagerung eines abgeschnittenen Irisstückes in die hintere Kammer.

Um der Lösung der am Ende des II. Kapitels gestellten Fragen näher zu kommen, soll zunächst untersucht werden, ob ein Stück der oberen Iris fähig ist, ohne zellulären Zusammenhang mit dem Auge eine Linse zu bilden.

Zu diesem Zwecke wurde dem Tiere in der schon oben beschriebenen Weise die Linse exstirpiert und untersucht, danach mit Hilfe einer allerfeinsten Pinzettenschere ein Stück aus der oberen Iris ausgeschnitten und im Auge belassen, nachdem es nach Möglichkeit in die hintere Kammer gebracht worden war. Es frug sich also: würde das Stück, ohne anzuheilen, eine Linse bilden können? In dieser Art wurden 14 Larven operiert (1912: Nr. 48, 49, 51, 52, 53, 66, 67, 112, 113, 114, 120, 121, 122, 124).

In sechs Fällen wurde das Irisstück durch die Cornealwunde ausgestoßen (Nr. 48, 49, 51, 52, 53, 67); obgleich nun bei dieser Operation ja gerade diejenigen Zellen entfernt worden sind, aus denen sich normalerweise die neue Linse regeneriert, wird trotzdem, wie wir sehen werden, eine neue Linse gebildet, allerdings meist verzögert.

Experimente: Bei Nr. 51, nach 15 Tagen fixiert, wurde das Auge durch die Operation so stark geschädigt, daß es stark verkleinert ist und noch kein Regenerat aufweist. Die Wundränder sind verheilt. Von dem Irisstück sind offenbar zwei kleine Restchen im Auge zurückgeblieben und haben, in der hinteren Kammer, pigmentfreie Epithelbläschen gebildet (Nr. 51 $\frac{3}{14}$).

Auch bei Nr. 53, nach 14 Tagen fixiert, ist das Auge stark verletzt; trotzdem hat sich die Iris teilweise wiederhergestellt und ein Regenerat mit beginnender Faserbildung (Nr. 53 $\frac{3}{4}$) ist deutlich.

Bei Nr. 48 nach 15 Tagen, Nr. 67 nach 11 Tagen und Nr. 52 nach 13 Tagen fixiert, wurde das Auge, abgesehen von der Wunde der oberen Iris, nur wenig (Nr. 48) oder gar nicht (Nr. 67 und 52) verletzt und bei allen ist ein Regenerat gebildet, das jedoch deutlich verzögert ist; vergleicht man Nr. 52 (Fig. 31), nach 13 Tagen fixiert, mit Nr. 82, einem genau gleichalten Tiere, nach 12 Tagen fixiert, so zeigt sich, daß dieses eine schon fast losgelöste Linse mit Fasern be-

sitzt, während jenes, noch einen Tag später fixiert, erst ein schönes Regenerationsbläschen, noch ohne jede Faserentwicklung, gebildet hat. Die Iris ist trotzdem noch nicht wieder in ihrer normalen Breite hergestellt: die Linse regeneriert nach Abschneiden der oberen Iris aus der Schnittstelle, ohne daß vorher etwa erst die Iris neu gebildet werden braucht, wie dies auch schon von Fischel (1900) beschrieben worden ist.

Die Verzögerung in der Bildung des Regenerats ist ohne weiteres verständlich, da die Wundstelle ja erst einigermaßen heilen muß. Um so merkwürdiger ist es, daß in einem Falle *Triton taeniatus* Nr. 49, Alter: vorn und hinten vier Zehen, nach 15 Tagen fixiert, schon eine losgelöste Linse mit Fasern vorhanden ist, zumal hier auch das Auge ganz beträchtlich verletzt und an Größe bedeutend hinter der normalen zurück ist: außerdem scheint noch ein zweites Regenerat von der Iris gebildet zu werden. Für diese letztere Erscheinung vermag ich keine Erklärung zu geben.

Von den übrigen acht Tieren heilte in sechs Fällen das abgeschnittene Stück wieder an die Iris an (1912: Nr. 66, 112, 113, 120, 121, 122); hierbei wurde je nach der Zeit und der Art des Anheilens entweder nur von dem wieder angeheilten Stück oder aber vom Stück sowohl als auch von der Wundstelle der Iris aus regeneriert.

Experimente: Wie am lebenden Tiere zu beobachten war, heilte das Stück bei Nr. 112 schon am nächsten Tage an die Wundstelle wieder an, bei Nr. 120 erst nach 6 Tagen und bei Nr. 66 vielleicht noch später; als die Tiere nach 13 (Nr. 112), 12 (Nr. 120), bzw. 11 (Nr. 66) Tagen fixiert wurden, hatte das angeheilte Stück in allen drei Fällen ein Regenerat gebildet, bei Nr. 66 noch ohne Fasern, bei Nr. 112 und 120 mit schönem Faserkern. In allen drei Fällen weist aber außerdem die hintere Lamelle der Iris Falten auf (s. Fig. 32), die möglicherweise Regenerationsfalten sein können in der Art, wie Fischel sie beschreibt.

In Fall Nr. 121 war das Stück laut Protokoll am 7. Tage noch nicht angeheilt, heilte aber am 8. oder 9. Tage doch noch an. Als das Tier nach 10 Tagen fixiert wurde, war der Befund folgender: die Iris war zum großen Teile neu gebildet und begann zu regenerieren, deutlich auf den Schnitten 1—5 (à 10 μ), die die Pupille treffen; das Stück ist erst etwas kaudal verschoben angeheilt, auf den Schnitten 6—26; es ist auf die regenerierende Iris gleichsam darüber geheilt und hat selbst ein Regenerat gebildet, das noch

keine Fasern entwickelt hat, aber ein schönes Bläschen darstellt, in dessen Lumen das ausgestoßene Pigment noch zusammengehäuft liegt (Nr. 121 $\frac{2}{5}$).

Es wäre nicht undenkbar, daß es hier zur Bildung von zwei Regeneraten hätte kommen können, einem größeren aus dem Stück, einem kleineren aus der verheilten bzw. neu gebildeten Iris.

Dieser Fall scheint bei Nr. 122 verwirklicht zu sein, einem am gleichen Tage operierten gleichalten Tiere, erst nach 15 Tagen fixiert: laut Protokoll lag das Stück nach 4 Tagen (11. Juli) noch in der Pupille; am 12. war es nicht mehr scharf begrenzt, am 14. das goldene Pigment ganz bedeutend verringert, am 16. dieses Goldpigment fast ganz geschwunden, am 17. »Detritus« im Auge sichtbar, offenbar das ausgestoßene Pigment. Am 18. war das Stück nicht mehr sichtbar, am 19. schien ein Regenerat vorhanden zu sein, am 20. ist notiert: »Regenerat wohl sicher vorhanden« und am 22., nach 15 Tagen, war ein Regenerat deutlich und das Tier wurde fixiert.

Es zeigt sich, daß das Stück, gemäß Protokoll nicht vor dem 5. Tage, an die Iris angeheilt ist, vielleicht etwas mehr an ihre hintere Lamelle, und daß eine Linse mit schönen Fasern gebildet ist, die aber zwei Faserzentren[1]) aufweist (Fig. 33): ein unteres, größeres Faserzentrum und ein oberes kleineres; ich glaube annehmen zu müssen, daß das untere, sich wohl auch weiter nach hinten erstreckende Faserzentrum das fast ganz zur Bildung von Linsenfasern aufgebrauchte Stück darstellt, während das obere kleinere Faserzentrum wahrscheinlich von der Iris geliefert worden ist. Diese Annahme erhält, wie wir sehen werden, noch weitere Stützen in später zu besprechenden Fällen.

Eine ganz gleiche doppelzentrische Linse hat Nr. 113 gebildet: dieses Tier, etwas jünger als 122, wurde am 5. Juli operiert: am 11. lag das Stück noch schön goldig in der Pupille, am 12., genau wie bei Nr. 122 am 7. Tage, war eine Verringerung des Goldpigments bemerkbar, am 9. Tage war die Pupille sehr eng, nach 13 Tagen war das Stück deutlich weißlich, d. h. entpigmentiert, nach 14 Tagen schien es in Linsenbildung zu sein, und nach 15 Tagen hatte es eine Linse gebildet und das Tier wurde fixiert.

Es zeigte sich, daß das abgeschnittene Stück an die fast vollkommen neu gebildete Iris nicht am freien Rande, sondern an der inneren Fläche angeheilt ist (113 $_3$ $\frac{2}{7}$, Fig. 35); auf diesem Schnitt ist

[1]) Man wolle zum besseren Verständnis des Baues solch einer »doppelzentrischen Linse« schon hier die Fig. 34, 36, 57 und 58 beachten.

in der Anordnung der Kerne noch eine Andeutung für den Zusammenhang des Stückes mit der großen regenerierten Linse vorhanden; sechs Schnitte vorher ($113_3 \frac{2}{1}$, Fig. 34), ist die Ablösungsstelle der Linse von dem freien Rande der neu gebildeten Iris; diese ist noch etwas verdickt und ihr gegenüber liegt in der Linse ein letzter Rest von Pigment.

Wie wir im folgenden immer wieder sehen werden, bezeichnet dieses typische Pigmentklümpchen diejenige Stelle, wo die Linse am längsten mit ihrem Mutterboden in Zusammenhang stand und gibt dadurch ein Mittel an die Hand, auch nach schon stattgehabter Ablösung die Herkunft der Linse noch zu erkennen, besonders wertvoll für einige andere später (S. 421, 439 und 440) noch zu besprechende Doppellinsen.

Die Entstehung dieser Doppellinsen fasse ich folgendermaßen auf: die doppelzentrische Linse von Nr. 113 ist ebenso wie bei Nr. 122 durch Verschmelzung von zwei Regeneraten zustande gekommen: das Stück wie der freie Rand der neu gebildeten Iris bildeten Regenerationsbläschen, die miteinander verschmolzen; da das abgeschnittene Stück einen zeitlichen Vorsprung hatte, war sein Regenerat schon weiter entwickelt, und so ist auch hier das vom Stück gebildete Faserzentrum das größere. Infolgedessen ist die ganze Struktur der Linse in diesem Falle eine derartige, daß sie auf Querschnitten durch das Tier etwas andere Bilder als gewöhnlich liefert: auf Fig. 35 wird der große vom Stück gebildete Faserkern quer zur Verlaufsrichtung der Fasern getroffen[1]).

Es bleiben noch zwei Fälle, in denen das implantierte Stück im Auge verblieb, ohne anzuheilen: Nr. 114 wurde schon nach 4 Tagen fixiert. Das abgeschnittene Stück war in die Cornea eingeheilt, die Bilder sind unklar und ohne Belang.

Von höchstem Interesse ist dagegen Nr. 124. Das Tier wurde am 7. Juli operiert, Alter: vorn vier, hinten fünf sehr lange Zehen. Am 8. lag das Stück in der Pupille, mehr aber in der hinteren Kammer. Am 11. war es noch in der Pupille sichtbar, am 14. lag es, noch goldig, deutlich in der hinteren Kammer. Vom 16. an war

[1] An der individuell verschiedenen Anordnung der Fasern bei diesen und den später noch zu besprechenden doppelzentrischen Linsen ließe sich sogar, mit Hilfe eines größeren Materials als dem mir bisher vorliegenden, noch der Zeitpunkt der Verschmelzung, d. h. der Entwicklungsgrad der jeweils verschmelzenden Regenerate, feststellen.

es nicht mehr sichtbar, am 20. schien die neue Iris eine Linse gebildet zu haben und das Tier wurde fixiert.

Die Untersuchung ergab, daß hier ein über alle Erwartungen klares Resultat vorliegt: Das Tier besitzt (13 Tage nach der Operation) zwei völlig getrennte Linsen (Fig. 37—40). Die wiederhergestellte obere Iris hat eine Linse mit Fasern regeneriert, die noch mit ihr im Zusammenhang steht (124_{4}^{2}), mit einem letzten Pigmentrestchen (Fig. 37).

Das Stück, ganz getrennt in der hinteren Kammer liegend, hat seinerseits eine fertige Linse gebildet, die ihm noch dicht anliegt; sie ist deutlich älter, d. h. weiter entwickelt als die aus der oberen Iris gebildete (vgl. Fig. 37 und 40).

Dieser Fall zeigt vollkommen einwandfrei: »Ein abgeschnittenes Stück der oberen Iris bildet im Auge ohne zellulären Zusammenhang eine Linse; diese Linse ist weiter differenziert als diejenige, die im gleichen Auge an der neu gebildeten oberen Iris regeneriert wird.«

Da bei dem eben beschriebenen Experiment in den allermeisten Fällen das Irisstück, wenn es nicht ausgestoßen wurde, wieder anwuchs, versuchte ich noch folgendes Experiment: Einer Larve wurde nach Exstirpation der Linse ein Stück der oberen Iris einer zweiten Larve implantiert.

Ich hoffte auf diese Art ein Anheilen des Stückes zu verhindern, da ja an der Iris selbst keine Wundfläche vorhanden war. In dieser Art wurden nur drei Tiere operiert: 1912, Nr. 140; 1913, Nr. 81a und 89a. Es zeigte sich, daß in allen drei Fällen das implantierte Irisstück an die unverletzte Iris anheilte!

Experimente: Bei Nr. 81a, nach 13 Tagen fixiert, ist das Stück deutlich an die Iris angeheilt, deren beide Blätter auf drei Schnitten (à 15 μ) in das Stück übergehen ($_{7-8}^{2}$, $_{1}^{3}$): es ist eine noch junge Linse mit Faserhügel regeneriert worden, die auf zwei Schnitten ($_{3-4}^{2}$) mit den beiden Blättern der Iris noch im Zusammenhang steht; an dieser Stelle liegt, wie so oft, das letzte Pigmentklümpchen.

Auf den folgenden Schnitten gehen die beiden Blätter der Iris an der Linse vorbei und dann ($_{7-8}^{2}$), wie eben beschrieben, in das angeheilte implantierte Stück über. Auf den gleichen Schnitten steht aber die regenerierte Linse in deutlichem Zusammenhang mit dem implantierten Stück! Aller Wahrscheinlichkeit nach hat sie demnach ihr Material sowohl von der oberen Iris als dem implantierten Iris-

stück bekommen; es ist vielleicht sogar ($\frac{2}{6}$) eine erste Andeutung für einen doppelten Faserkern erkennbar.

Eine vollkommene zweizentrische Linse gleich den doppelzentrischen Linsen von 113 und 122 weist Tier Nr. 140, 1912, auf (Fig. 36). Das implantierte Stück ist, kaudal in der Pupille verschoben, an die obere Iris angeheilt (auf drei Schnitten deutlich, 140 $\frac{2}{12}$ bis $\frac{3}{2}$) und hat mit dem Regenerat der oberen Iris zusammen diese doppelzentrische Linse geliefert. Entsprechend ihrem doppelten Ursprung liegen in der Linse noch zwei restierende Pigmentklümpchen ($\frac{2}{1}$ und $\frac{2}{5-6}$).

Auch bei Nr. 89a, nach 16 Tagen fixiert, ist das Stück angeheilt. Auch hier hat sowohl das Stück als auch die obere Iris regeneriert, jedoch sind die Regenerate nicht zu einer einzigen doppelzentrischen Linse verschmolzen: Es sind in diesem Falle drei Regenerate vorhanden, von denen das eine ein entpigmentiertes Linsenbläschen ist, in dessen Lumen das von den Zellen ausgestoßene Pigment liegt (Fig. 41), während die beiden andern Linsen schon deutliche Fasernhügel haben (Fig. 42—44). Die eine Linse liegt dorsal vom Stück und ist wahrscheinlich von diesem gebildet, die andere, wahrscheinlich von der Iris gebildete Linse, liegt ventral vom Stück und ist dergestalt von vorn nach hinten verdrängt, daß ihre Fasern teilweise im Querschnitt getroffen werden ($\frac{3}{3-5}$). Von Interesse ist, daß diese beiden Linsen trotz ihrer ungewöhnlichen Lage ihre Fasern nach der hinteren Kammer zu entwickelt haben.

Dieses Experiment, wie auch noch weitere zu besprechende (S. 434ff.) zeigen, daß ein implantiertes Irisstück auch an der unverletzten Iris anheilen kann.

Als Resultat aus diesem und dem vorigen Experimente ergibt sich somit folgendes: Wenn ein abgeschnittenes Stück der oberen Iris sehr bald wieder anheilt, so regeneriert es seinerseits die Linse, wobei aber am hinteren Blatte der Iris Regenerationsfalten auftreten (S. 417).

Heilte das Stück nicht so bald an, so wurde inzwischen auch von der Iris aus regeneriert und es konnte durch Verschmelzung der Regenerate eine doppelzentrische Linse entstehen (Nr. 122, 113, 140) oder aber, wenn die Regenerate nicht verschmolzen, mehrere getrennte Linsen gebildet werden (1913, Nr. 89).

Heilte das Stück überhaupt nicht wieder an (1912, Nr. 124), so bildete sowohl das Auge eine neue Linse, als auch das Irisstück;

dieser Fall beweist, daß ein aus der oberen Iris ausgeschnittenes Stück frei im Auge liegend, ohne zellulären Zusammenhang, eine vollkommene Linse bilden kann.

Somit sind alle diejenigen Einflüsse des Auges, deren Wirksamkeit an Zellverbindung geknüpft ist, für diesen Fall ausgeschlossen und damit generell als nicht notwendig nachgewiesen. Im einzelnen wurden diese betreffenden Möglichkeiten einer Beeinflussung Ende des II. Kapitels (S. 415) schon dargelegt.

Es besitzt demnach, wie ebenda ausgeführt, entweder ein aus der oberen Iris ausgeschnittenes Stück in sich selbst alle zur Bildung einer Linse nötigen Fähigkeiten — oder, falls es eines Einflusses des Auges benötigt, kann es sich nur noch um einen solchen handeln, der frei durch die hintere Kammer wirkt — nach unsern Kenntnissen also höchstwahrscheinlich um ein sich im Auge ausbreitendes Sekret.

Es muß demnach im folgenden zunächst unsere Aufgabe sein, das Irisstück auf seine etwaige Fähigkeit selbständiger Linsenbildung hin zu untersuchen.

2. Versuchsreihe: Verpflanzung eines Irisstückes unter die Haut bzw. ins Labyrinth.

Wäre das Stück aus sich heraus zur Bildung von Linsenfasern fähig, so handelte es sich nur darum, es im Organismus an einen Platz zu verpflanzen, wo es, durch andere Organe nicht geschädigt, ungestört wachsen könnte.

Zu diesem Zwecke wurde nach Exstirpation der Linse ein Stück der oberen Iris abgeschnitten und hinter dem Auge unter die Kopfhaut des gleichen Tieres verpflanzt. Ohne große Schwierigkeiten ließ sich an dieser Stelle die Haut spalten und eine Hauttasche machen, in welche das abgeschnittene Stück der oberen Iris implantiert wurde.

In dieser Art wurden Ende des Sommers 1912 sieben Tiere operiert: (137, 138, 143, 145, 147, 149, 150). Die Hautwunde verheilte leicht, das Stück war anfänglich noch deutlich an seinem Goldpigment zu erkennen, länger als 7—8 Tage war es aber nirgends mehr wahrzunehmen. Die Tiere, alles große Larven, die nach der Operation teilweise schon metamorphosierten, wurden nach 10—13 Tagen fixiert. Nur in vier Fällen (137, 143, 147, 150) waren Reste

des Stückes überhaupt noch nachweisbar, in den andern Fällen war gar nichts mehr aufzufinden.

Die Augen, aus denen diese oberen Irisstücke ausgeschnitten worden waren, hatten, obgleich durch die starke Verletzung oft stark in Degeneration (Nr. 138, 150), trotzdem in vier Fällen ein Regenerat gebildet (Nr. 137, 138, 143, 150), bei Nr. 137 mit beginnender Faserbildung, bei Nr. 138 losgelöst mit Fasernhügel.

Es zeigte sich also, daß das abgeschnittene Irisstück, unter die Haut transplantiert, keine Möglichkeit für eine Ernährung und Wachstum gefunden hatte, vielleicht sogar vom Organismus irgendwie aktiv schädlich beeinflußt worden war.

Im Frühjahr 1913 handelte es sich demnach darum, eine Möglichkeit zu finden, ein abgeschnittenes Stück der oberen Iris irgendwo anders im Tiere als im Auge oder unter der Haut zur Weiterentwicklung zu bringen.

Zu diesem Zwecke wurde jungen Larven, teilweise direkt nach dem Ausschlüpfen, ein Teil des Labyrinths exstirpiert und das Irisstück dahinein gebracht. Um eine doppelte Schädigung des Tieres zu vermeiden, wurde an seinen Augen nicht operiert, sondern einer zweiten Larve nach Exstirpation der Linse ein Stück des oberen Augenteiles abgeschnitten und dieses implantiert.

Da es sich, wie gesagt, meist um sehr junge Larven handelte, fiel das Stück recht verschieden groß aus, oftmals wurde ein beträchtlicher Teil der Retinazellen mit verpflanzt. Wie wir sehen werden, war dieser Umstand von größter Bedeutung!

Diese Operation wurde an 20 Larven ausgeführt (1913: Nr. 4a, 5a, 6a, 7a, 9a, 10a, 12a, 13a, 14a, 16a, 19a, 20a, 22a, 23a, 25a, 28a, 36a, 37a, 39a, 41a). Die Tiere wurden 11—29 Tage am Leben gelassen.

In einem Falle (Nr. 7a) wurde das Stück zum größten Teile wieder ausgestoßen, es blieb, nach 13 Tagen, nur noch auf sieben Schnitten etwas Pigment zurück.

In allen andern Fällen blieb das Stück erhalten und fand offenbar auch günstige Bedingungen für ein weiteres Wachstum! Vier von diesen Tieren scheiden für die Beurteilung aus (Nr. 6a, 9a, 13a und 37a), da hier das Stück durch die Implantation geschädigt bzw. zerdrückt wurde, so daß sein Zellmaterial ungeordnet gewachsen ist.

Von den übrigen 15 Fällen betrachten wir zunächst fünf Fälle (Nr. 5a, 14a, 16a, 28a, 41a), in denen das Stück gut erhalten ist und sich zu einem »unregelmäßigen Auge« umgebildet hat. Was damit gesagt sein soll, erkennt man am besten aus der Abbildung (Fig. 51): die beiden Blätter haben ihre gegenseitige Lage bewahrt[1]), die wenigen mit transplantierten Retinazellen bilden den Hintergrund des kleinen Auges, der Irisrand, vielleicht zu einem vollen Kreise geschlossen, ist deutlich. Das Stück wird bei Nr. 5a auf 22, bei Nr. 14a auf 35 Schnitten (à 10 μ) getroffen. In allen diesen Fällen ist ein kleines Stück, d. h. ein Stück mit keinen oder nur wenigen Zellen der Retina transplantiert: nirgends ist es zur Bildung von Linsenfasern gekommen!

Wären diese Irisstücke in die hintere Augenkammer implantiert worden, so hätten sie unzweifelhaft in allen diesen Fällen regeneriert. Somit ist es, da die Tiere erst nach 15—29 Tagen fixiert wurden und das Zellmaterial des transplantierten Stückes in normaler Lagerung und gut erhalten blieb, offenbar auch sich beträchtlich vermehrte, höchst wahrscheinlich gemacht, daß die Zellen der oberen Iris nicht aus sich selbst heraus die Fähigkeit der Umbildung in Linsenfasern haben.

Zu den fünf eben beschriebenen Fällen kommen noch drei weitere (Nr. 27a, 40a, 45a) auf S. 426 ff. zu besprechende hinzu.

In neun Fällen jedoch (Nr. 4a, 10a, 12a, 19a, 20a, 22a, 23a, 25a und 36a) wurde ein größeres Stück implantiert, mit mehr Retinazellen.

Bei zwei Tieren wurde auch hier das transplantierte Stück teilweise zerdrückt, so daß die Lagerung des Zellmaterials eine unregelmäßige wurde: (Nr. 12a, 22a) in beiden Fällen beobachten wir aber hier trotzdem ein Ausstoßen des Pigments und seine Anhäufung in Klumpen.

In vier weiteren Fällen (Nr. 4a, 10a, 23a und 36a) kam es tatsächlich zur Bildung von Linsenfasern in Gestalt von Lentoiden.

Dabei ist auch bei Nr. 4a das Stück stark zerdrückt, bei Nr. 23a ist es unregelmäßig und mit dem Hirn verwachsen, bei Nr. 36a ein sehr stark unregelmäßiges kleines »Auge«, und nur bei Nr. 10a in sich geschlossen.

---

[1]) In dem abgebildeten Falle hat sich die Retina eingefaltet.

In zwei Fällen aber (Nr. 19a und 20a) kam es zur Bildung eines vollkommenen kleinen Auges mit einer Linse.

Bei Nr. 19a liegt dies kleine Auge tief im Bindegewebe und schaut nach außen, bei Nr. 20a (Fig. 52) schaut es nach innen und berührt mit seiner hinteren Fläche die Haut. Diese Linse muß in beiden Fällen aus Material der nach hinten transplantierten Iris gebildet sein: für die Lentoide, die mehr oder weniger in den mittransplantierten Retinazellen liegen, läßt sich nicht mit Sicherheit feststellen, ob sie aus Material von Retinazellen oder transplantierten Iriszellen stammen, doch ist mir das letztere wahrscheinlicher, da sich Iriszellen fast immer bis dicht heran verfolgen lassen.

Von diesen 13 Fällen hat also in fünf Fällen das Stück trotz bester Erhaltung auch nach genügend langer Zeit keine Linsenfasern gebildet.

In zwei weiteren Fällen, in denen das Material des Stückes durchaus ungünstig gelagert war, kam es doch zu einer Ausstoßung des Pigments: diese Fälle unterscheiden sich von den vorigen durch das Vorhandensein einer größeren Anzahl von Retinazellen.

In vier Fällen, in denen ebenfalls viele Retinazellen mittransplantiert waren, kam es zur Bildung von Linsenfasern in Gestalt von Lentoiden; in zwei Fällen schließlich zur Bildung einer Linse, ebenfalls bei Mittransplantation vieler Retinazellen. Nr. 19a weist außer der Linse noch ein Lentoid auf. Nur in einem Falle (Nr. 25) unterblieb trotz Transplantation einer größeren Anzahl von Retinazellen und trotz guter Erhaltung des Stückes die Bildung von Linsenfasern.

Nach diesen Befunden glaube ich, einen ursächlichen Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein von Retinazellen und der Bildung von Linsenfasern annehmen zu müssen dergestalt, daß ein Stück der oberen Iris nicht aus sich selbst heraus, sondern nur unter einem Einfluß von Retinazellen fähig ist, Linsenfasern zu bilden.

Nach den Resultaten der ersten Versuchsreihe kann es sich hierbei aber nur um einen frei durch die hintere Kammer wirkenden Einfluß handeln: somit ergibt sich, daß das ursächliche Moment zur Neubildung einer Linse mit großer Wahrscheinlichkeit in einer linsenbildenden Sekretion der Retinazellen zu suchen ist, die sich frei durch die hintere Kammer auszubreiten vermag[1]).

[1]) Schon Lewis kommt (1907a) auf Grund anderer Experimente zu der Annahme, daß (S. 491) »nur die Retina fähig ist, Linsenbildung vom Ektoderm

Die beiden Fälle der Bildung einer Linse im Labyrinth beweisen außerdem, daß für die Regeneration der Linse nicht die Verbindung des Auges mit dem Hirn nötig ist. Die Beobachtung der Linsenregeneration an transplantierten Augen teilt Lewis 1904 (S. 528) für *Rana sylvatica* mit und Pardo gibt 1906 an, daß er auch nach Durchschneidung des Opticus Regeneration aus der oberen Iris erhalten hat.

Wenn wir zur weiteren Analyse einen durch die eben besprochenen Resultate sehr wahrscheinlich gemachten Einfluß von seiten der Retina annehmen, so ergibt sich zunächst die Frage, ob dieser (sekretorische) Einfluß der Retina auf das Auge selbst beschränkt bleibt oder sich durch den Körper — sei es durch das Blut, sei es durch die Gewebe hindurch — ausbreitend, auch an anderer Stelle auf geeignetes Material wirksam sein kann. Der Lösung dieser Frage sollen die Experimente der 3. Versuchsreihe dienen.

3. Versuchsreihe: Implantation eines Stückes der oberen Iris in das Labyrinth und Exstirpation der Augenlinse desselben Tieres.

Zur Lösung der soeben gestellten Frage wurde folgendes Experiment ausgeführt: Wie bei dem eben besprochenen Experiment wurde dem Tiere ein Stück obere Iris eines zweiten Tieres ins rechte Labyrinth implantiert und danach die Linse des rechten Auges exstirpiert. Wäre eine linsenbildende Sekretion der Retina nicht nur im Auge, sondern im Körper, sei es durch das Blut, sei es durch die Gewebe hindurch, wirksam, so müßte dieses dem Auge so nahe liegende und, wie seine Entwicklung beweist, gut ernährte Stück sicherlich durch sie zur Bildung von Linsenfasern veranlaßt werden. In dieser Art wurden sechs Tiere operiert (1913: Nr. 21a, 24a, 26a, 27a, 40a und 45a).

Experimente: Bei Nr. 27 wurde die Operation in der Art ausgeführt, daß vormittags 11^h die Linse exstirpiert und nachmittags 4^h, nach 5 Stunden, hinten ein kleines Stück obere Iris implantiert wurde. Das Tier wurde nach 23 Tagen fixiert. Das Stück ist wohl-

auszulösen«. Der Reiz der Augenblase beschleunigt die Zellteilung an der Kontaktstelle — »and may be only mechanical«; entgegen dieser letzteren Auffassung nahm jedoch Spemann schon 1912 (S. 72 und 90) auf Grund anderer Experimente einen spezifischen Reiz, vielleicht chemischer Natur, an; auch die oben dargelegten Ergebnisse sprechen für die Berechtigung der Annahme spezifischer, vielleicht sekretorischer Einflüsse.

erhalten, es wird auf etwa 44 Schnitten (à 10 μ) getroffen, der Irisrand ist deutlich, trotzdem weist es keine Linsenfasern auf. Vorn ist eine schöne, regenerierte Linse mit Fasern schon losgelöst.

Bei Nr. 26 wurde erst die Linse des rechten Auges exstirpiert, danach das Stück ins Labyrinth implantiert. Das Tier wurde nach 24 Tagen fixiert. Das Stück hat hinten ein vollkommenes kleines Auge gebildet, es sind eine große Anzahl nervöser Elemente vorhanden: trotzdem ist es entgegen den auf S. 424 ff. ausgeführten Resultaten nicht zur Bildung von Linsenfasern gekommen; es läge danach hier ein gleicher Ausnahmefall wie bei Nr. 25 (S. 425) vor. Anderseits hat auch von dem linsenlosen rechten Auge aus keine Beeinflussung des Stückes im Sinne der Bildung von Linsenfasern stattgefunden, während das rechte Auge selbst eine vollkommene kleine Linse regeneriert hat. Bei den andern vier Tieren wurde das Stück hinten implantiert und erst 11—28 Tage später die Linse des rechten Auges exstirpiert: es sollte dem implantierten Stück genügend Zeit gelassen werden, am neuen Orte zur Ruhe zu kommen und etwa erlittene Schädigungen wieder auszugleichen; hierfür folgende Tabelle:

Nr.	Zahl der Tage von der Implantation des Stückes bis zur Exstirpation der Linse	Zahl der Tage von der Exstirpation der Linse bis zur Fixation	Zahl der Tage von der Implantation des Stückes bis zur Fixation
21	28 Tage	19 Tage	47 Tage
24	24 -	19 -	43 -
40	11 -	17 -	28 -
45	17 -	37 -	54 -

Auch hier zeigt das ins Labyrinth implantierte Stück in drei Fällen keine Bildung von Linsenfasern: Nr. 21, 40 und 45, während das rechte Auge, durch die Operation in allen drei Fällen stark geschädigt, trotzdem in allen drei Fällen eine Linse mit Fasern regeneriert hat.

Nur Nr. 24, bei dem laut Zeichnung des Protokolls ein besonders großer Teil der hinteren Augenwand, d. h. besonders viele Retinazellen mit verpflanzt wurden, hat ein Lentoid entwickelt ($24\ {}_2\frac{2}{10-14}$); hierbei ist besonders bemerkenswert, daß das implantierte Stück recht unregelmäßig und arg verdrückt und mit dem Hirn verwachsen ist. Das rechte Auge ist bei der Operation stark verletzt, trotzdem ist ($\frac{2}{0}$) der Beginn der Regeneration deutlich.

Das Resultat aus diesen sechs Experimenten ist demnach das folgende: Ein ins Labyrinth implantiertes Stück der oberen Iris wird durch ein linsenloses Auge nicht zur Bildung von Linsenfasern veranlaßt, selbst wenn es dem Auge gegenüber einen Vorsprung von 4 Wochen (Nr. 21) hat, während das Auge selbst bis zur Fixation des Tieres seine Linse wieder regeneriert hat. Der linsenbildende Einfluß der Retina bleibt demnach auf das Auge selbst beschränkt.

Daß die Tiere, die bei diesem und dem vorigen Experiment im Labyrinth aus dem transplantierten Stück Lentoide bzw. eine Linse gebildet haben, nicht diejenigen waren, die am längsten am Leben blieben, während die andern etwa vorzeitig fixiert worden wären, mag folgende Zusammenstellung zeigen:

Stück ohne Linsenfasern:

Nr.	5a	12a	14a	16a	21a	22a	25a	26a	27a	28a	40a	41a	45a
fixiert nach:	14	16	27	19	47	18	24	24	23	29	27	17	54 Tg.

Stück mit Lentoid bzw. Linse:

Nr.	4a	10a	19a	20a	23a	24a	36a
fixiert nach:	15	25	28	28	18	43	24 Tagen.

Hiernach kann man wohl folgendes behaupten: Es ist durch die Resultate dieser Experimente höchst wahrscheinlich gemacht, daß die Zellen des oberen Irisrandes nicht aus sich heraus die Fähigkeit der Bildung von Linsenfasern haben, sondern dazu des Einflusses der Retinazellen bedürfen.

Dieser (sekretorische) Einfluß ist nach dem Resultat der ersten Versuchsreihe (S. 422) frei durch die hintere Kammer hindurch wirksam, breitet sich jedoch, nach den Resultaten der dritten Versuchsreihe, weder durch das Blut noch durch die Gewebe des Körpers hindurch, nicht einmal auf die Nachbarschaft des Auges aus, sondern ist in seiner Wirksamkeit auf das Auge selbst beschränkt.

Bei den Experimenten dieser und der vorigen Versuchsreihe wurde unterschieden zwischen einem »kleinen« und einem »größeren« Stücke; man könnte danach vielleicht annehmen, daß es von der Größe des Stückes überhaupt abhinge, ob Linsenfasern gebildet werden oder nicht, etwa dergestalt, daß sich das Stück zu einem

möglichst wohlgeformten kleinen Auge umbilden müsse und dann erst Linsenfasern bilde; dies ist jedoch keineswegs der Fall: im Gegenteil hat das kleinere Stück mehrmals (Nr. 5a, 14a, 16a und 40a) ein recht wohlgeformtes kleines Auge, nur eben mit sehr wenigen Retinazellen, gebildet, ohne daß Linsenfasern erzeugt worden wären, während in andern Fällen (Nr. 23a und 24a) in wenig günstig geordnetem Material Linsenfasern gebildet sind.

Da jedoch eine über jeden Zweifel erhabene Feststellung eines solchen Einflusses der Retinazellen von größter theoretischer Bedeutung wäre, beabsichtige ich, diese Frage zu entscheiden durch eigens darauf gerichtete Experimente: hierzu müßte man diesen Versuch etwas modifiziert wiederholen, indem man einmal einen möglichst großen Teil der Iris ohne Retinazellen, anderseits ein möglichst kleines Irisstück mit viel Retinazellen transplantiert und dergestalt die Richtigkeit der obigen Annahme eines Einflusses der Retinazellen nochmals prüft.

Hieran anschließend habe ich noch einen Fall (1913: Nr. 39) zu besprechen: dem Tier wurde, wie aus der Aufzählung (S. 423) schon ersichtlich, ein Stück der oberen Iris eines andern Tieres ins Labyrinth implantiert und an seinen Augen nicht operiert: Bei der Operation, am 24. Juni vormittags 10^{15} ausgeführt, ist besonders bemerkt: sehr gut. Als das Tier am 22. Juli, nach 28 Tagen, fixiert wurde, war das Stück mit Goldpigment noch deutlich sichtbar.

An den Schnitten erkennt man, daß es sich fast ganz in sich selbst geschlossen hat, dergestalt, daß das äußere, pigmentierte Blatt das ganze Zellmaterial wie ein Mantel umgibt und nur auf einigen der ersten Schnitte (3—14, à 10 μ, Fig. 45) der freie Irisrand deutlich ist; im ganzen ist das Stück auf 40 Schnitten getroffen, Linsenfasern hat es nicht gebildet.

Vom 18. Schnitt an ist aber ein von der Haut aus eingewachsener Epithelzapfen sichtbar (Fig. 46), der vom 19.—23. Schnitt noch mit der Haut in Verbindung steht.

Noch in drei andern Fällen, bei Nr. 4a, 16a und 20a, ist bei Vernarbung der Hautwunde ein derartiger Epithelstrang eingewachsen, bei 16a und 20a nur ein kleiner, auf fünf Schnitten getroffener, bei Nr. 4a ein längerer, auf neun Schnitten getroffen.

Während dieser eingewachsene Epithelstrang aber in diesen drei Fällen nicht in unmittelbare Nähe des Stückes kam, erstreckt er sich bei Nr. 39 bis dicht an das implantierte Stück heran und liegt

teilweise mit dem Stück zusammen in der Knorpelkapsel des Labyrinths eingeschlossen (Fig. 47). Hier ist es nun in diesem Epithelstrang zur Bildung von Linsenfasern gekommen: ein rundes Lentoid, auf sechs Schnitten getroffen, mit konzentrisch gelagerten Linsenfasern, hat sich in den Zellen dieses eingewachsenen Epithelstranges, seines Mutterbodens, gebildet, von dem es auch noch weiteren Zuwachs zu erhalten scheint (Fig. 48 und 49).

In seiner Arbeit von 1905 hat Spemann für junge Stadien von Triton schon gezeigt, daß nach Entfernung der primären Linsenbildungszellen das Auge aus der benachbarten Haut eine Linse bilden kann. Lewis konstatierte, ebenfalls für junge Larven, schon 1904 die Möglichkeit der Linsenbildung durch transplantierte Augen nicht nur aus benachbarter, sondern auch aus entfernter Körperhaut, und 1907c (S. 271) teilt er mit, daß ein Auge eines Embryo von *Rana sylvatica*, in eine sehr junge Larve von *Rana palustris* implantiert, daselbst aus der Haut von *Rana palustris* eine Linse bilden kann, und daß möglicherweise sogar die Augen beider Arten aus der Haut sehr junger Axolotllarven Linsen zu bilden vermögen[1]).

Während es sich in diesen Fällen aber stets um sehr junge Haut handelte, haben wir, wie ich durchaus sicher annehmen zu können glaube, hier einen Fall vor uns, bei dem ein transplantiertes Stück des Auges die Haut eines bedeutend älteren Tieres (hinten vierte Zehe vorwachsend) zur Bildung von Linsenfasern veranlaßt hat.

Dabei ist allerdings zu bedenken, daß diese Linsenfasern sich nicht in Zellen gebildet haben, die etwa schon als hochdifferenzierte Hautzellen funktioniert hätten, sondern der eingewachsene Epithelstrang stellt ja eine Neubildung infolge der Operation dar. Es handelt sich hier demnach um Abkömmlinge von Hautzellen, die, neugebildet und noch undifferenziert, offenbar die gleiche Fähigkeit der Linsenfaserbildung haben können wie einst die junge Haut; genau in der gleichen Art haben auch die ektodermalen Zellen der oberen Iris diese Fähigkeit bewahrt — und der Augenbecher die seinige, nämlich die Bildung eines linsenbildenden Sekretes!

[1]) Wir haben in diesen Fällen ähnliche gemischte Augen wie in dem oben (S. 407) besprochenen, von Spemann mitgeteilten Falle.

Und noch in anderer Weise scheinen transplantierte Teile des Auges die Haut, selbst solch alter Larven, beeinflussen zu können: In drei Fällen (1913: Nr. 20a, 21a und 40a) befindet sich über dem nach hinten verpflanzten und dicht unter der Haut liegenden Stück ein ektodermales Gewebe, welches sowohl im Leben als auch an den Schnitten die weitgehendste Ähnlichkeit mit einer kleinen Cornea zeigt.

Experimente: im Falle Nr. 21 war die Wunde erst 15 Tage nach der Operation ganz verheilt, d. h. bis dahin hatte die Haut das Stück noch immer nicht vollkommen überwachsen. Nach 28 Tagen, d. h. also nach 4 Wochen, ist notiert: »Stück deutlich, schön goldig, tadellos erhalten, Irisrand sichtbar, aber wohl ohne Regenerat.« An diesem Tage wurde dem Tiere die Linse des rechten Auges exstirpiert. Danach lebte das Tier noch 19 Tage; es wurde fixiert, und die Schnitte zeigen, daß durchaus richtig beobachtet worden war: der deutlich erhaltene Irisrand des implantierten Stückes liegt dicht unter der Haut und hat kein Regenerat gebildet, auch nicht innerhalb der 19 Tage nach Exstirpation der Linse. Die Haut über dem Stück wies im Leben so wenig Pigment auf, daß eine derartig genaue Konstatierung des Zustandes des Stückes möglich war; nach 47 Tagen, zur Zeit der Fixation, war das schön goldige Stück noch deutlich. An den Schnitten sehen wir ($\frac{3}{11}$—$\frac{4}{5}$) die Haut über dem Stück deutlich dünner als die übrige Körperhaut, dadurch, daß das Protoplasma, das sonst die Hauptmasse der Zellen bildet, hier als dünne Schicht um den Kern konzentriert ist; trotzdem sind wie immer zwei Zellagen deutlich. An Stelle der sonst unter der Haut sich weithin mit langen Fortsätzen erstreckenden Pigmentzellen finden wir hier nur einige kleine Pigmentklümpchen (21 $_2$ $\frac{3}{12}$). Vor allem aber haben sich hier in Menge Zellen des Bindegewebes angesammelt, deutlich durch die dicht gelagerten Kerne.

Wie der folgende Fall uns zeigt, bedeutet diese Ansammlung von Bindegewebselementen offenbar nichts anderes als die Einleitung einer Verdickung der bindegewebigen Grundlage der Haut!

Dieses Tier (1913: Nr. 20) ist nach 28 Tagen fixiert, auch hier ist das Stück erst allmählich von der Haut überwachsen worden, trotzdem sehen wir hier auf 17 Schnitten (20 $_2$ $\frac{3}{9}$—$\frac{4}{10}$, à 10 μ) die bindegewebige Grundlage der Haut beträchtlich durch Zuwachs von Bindegewebsfasern verdickt (Fig. 50), die auflagernden Epithelzellen sind, ganz wie bei Nr. 21, flach und mit konzentriertem Protoplasma.

Am deutlichsten aber zeigte Nr. 40, sowohl im Leben als auch an den Schnitten, diese eigenartigen Verhältnisse. 6 Tage nach der Operation ist notiert: »Stück sehr klein, sehr oberflächlich, noch mit etwas Goldpigment.« An diesem Tage wurde die Linse des rechten Auges exstirpiert. Das Stück hielt sich weiterhin schön goldig; 25 Tage nach der Operation ist notiert: »Haut über dem Stück ganz ohne Pigment.« Nach weiteren 3 Tagen, 28 Tage nach der Operation, war die Haut in einem runden Bezirk über dem Stück dergestalt durchsichtig, daß ich eine Skizze des implantierten Stückes mit der Einzeichnung der Verteilung des goldigen und schwarzen Pigments auf dem Stück anfertigen konnte.

Während ich in den vorigen Fällen diese Durchsichtigkeit der Haut über dem Stück als eine Erscheinung hingenommen hatte, die die Beobachtung erfreulich erleichterte, kam mir erst in diesem Falle die Wahrscheinlichkeit eines ursächlichen Zusammenhanges zwischen dem implantierten Stück und dieser überraschenden Durchsichtigkeit der Haut zum Bewußtsein!

Der am lebenden Objekt gemachten Beobachtung entsprechen die histologischen Verhältnisse bei Untersuchung der Schnitte: auf 23 Schnitten sehen wir die Epithelzellen der Haut, entgegen den protoplasmareichen, übrigen Hautzellen, über dem Stück dicht beisammen liegen, indem ihr Protoplasma in konzentrierter Form um den Kern gesammelt ist. Die bindegewebige Grundlage ist unter diesen Zellen bedeutend verdickt und auf acht Schnitten ($40_{\frac{2}{1}}$, à $10\,\mu$) erkennen wir gleichsam direkt den Zuwachs aus dem benachbarten Bindegewebe: die Bindegewebefasern ziehen sich in Menge zu dieser Stelle der Haut hin und verdichten sich dort, wie etwa ein Bündel Flachsfäden, das man zwischen den Fingern zusammendrückt. In dieser bindegewebigen Schicht liegen nur noch ganz wenige Kerne; nur an ihrer inneren Fläche haben sich ihr Kerne angelagert.

Mit größtem Erstaunen finden wir hier ganz analoge Verhältnisse wie bei der normalen Bildung einer Cornea!

Da diese Experimente zu ganz andern Zwecken als den oben dargelegten ausgeführt waren, genügen diese wenigen Beobachtungen wohl noch nicht, um hiernach schon die Umbildung alter Haut in Cornea zu behaupten; außerdem handelt es sich auch hierbei, ebenso wie bei dem oben (S. 430) besprochenen Fall (Nr. 39) der Bildung von Linsenfasern aus Ektoderm, um jung gebildetes Gewebe, in diesem Falle vielleicht sogar direkt um Narbengewebe. Immerhin hielt ich die Mitteilung dieser vor allem am lebenden Tiere

so überraschenden Erscheinung für angebracht; weitere speziell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen sind in Aussicht genommen.

Daß die Aufhellung der Haut zur Cornea in der Ontogenese des Einflusses des Auges bedarf und ohne dieses nicht statthat, teilte schon 1901 (S. 78) Spemann mit.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zu unserm Thema zurück, so hatte sich als Resultat schließlich ergeben (S. 428), daß die wirkende Ursache der Regeneration nach Wegfall der Linse wahrscheinlich in einem von den Zellen der Retina ausgehenden Einfluß zu suchen ist, der sich im Auge frei ausbreiten kann, in seiner Wirksamkeit aber auf das Auge selbst beschränkt ist.

Wäre es nun möglich, experimentell gleichsam noch einmal die Probe aufs Exempel zu machen? Hierzu sollen die Experimente der letzten Versuchsreihe dienen.

4. Versuchsreihe: Implantation eines Stückes der oberen Iris in ein Auge mit Linse.

Durch die in der 1. Versuchsreihe dieses Kapitels mitgeteilten Experimente hatte sich herausgestellt, daß ein Stück der oberen Iris die Fähigkeit hat, frei im Auge liegend eine vollkommene Linse zu bilden. Sind die Ende der 3. Versuchsreihe gezogenen Schlüsse richtig, so muß jegliche Regeneration von solch einem Stück aus unterbleiben, wenn es in ein Auge mit erhaltener Linse implantiert wird — jedoch muß bei eventuellem Zerfall oder nachträglicher Ausstoßung dieser Linse Regeneration von diesem Stück aus einsetzen.

Das anzustellende Experiment ist demnach das folgende: Ich versuchte einer Larve ein Stück der oberen Iris einer zweiten Larve in die hintere Kammer zu implantieren, ohne die Linse zu exstirpieren.

Als klares Resultat ergab sich, daß tatsächlich an dem Stück keine Regenerationserscheinungen auftraten, wenn die Linse des Auges unverletzt erhalten blieb; zerfiel die Linse jedoch, so regenerierte das Stück mit genau dem gleichen Resultat, wie es schon für die Experimente der 1. Versuchsreihe dieses Kapitels mitgeteilt wurde.

Die Operation wurde folgendermaßen ausgeführt: Dem Tier a wurde die Cornea aufgeschnitten; einem zweiten Tiere b wurde gleichfalls die Cornea aufgeschnitten und die Linse exstirpiert und

untersucht; sodann wurde bei Tier b mit einer Pinzettenschere ein Stück der oberen Iris abgeschnitten und dem Tier a neben dem Auge hingelegt; jetzt wurde die Linse von a herausgehoben, das Stück von b implantiert und auch die Linse reïmplantiert. Diese Operation unterscheidet sich von der S. 420 besprochenen als nur durch die Reïmplantation der Linse.

Bei dieser Art der Operation zerfiel aber die Linse sehr oft, nur in einem Falle (Nr. 63) blieb sie hierbei erhalten.

Deshalb wurden die Tiere später in der Art operiert, daß die Linse von a garnicht herausgenommen wurde, sondern das Stück wurde zwischen Linse und Iris hindurch in die hintere Kammer geschoben. Dabei wurde auch die Linse fast immer mehr oder weniger in die hintere Kammer verdrängt, rückte jedoch im Laufe der Zeit wieder in die Pupille. Hierbei konnte die Linse naturgemäß nicht untersucht werden, und wurde, wie wir sehen werden, in einem Falle (Nr. 85) offenbar etwas angestochen.

Die Operation wurde in physiologischer Kochsalzlösung ausgeführt; dann aber kamen die Tiere zwecks schnellerer Heilung der Wunde in Wasser. In dieser Art wurden 1912: drei Tiere (Nr. 128, 130 und 133) und 1913: 20 Tiere (Nr. 47, 48, 49, 51, 52, 54, 56, 60, 62, 63, 64, 65, 66, 82, 83, 84, 85, 86, 87 und 88) operiert.

Hiervon scheiden drei aus, da bei ihnen Linse und Stück ausgestoßen wurden; alle drei haben aus der oberen Iris regeneriert.

In acht Fällen hatte die Operation den erhofften Erfolg: die Linse blieb im Auge erhalten und ebenso das Stück (1913: Nr. 60, 63, 83, 84, 85, 86, 87 und 88). Außer Nr. 63 wurden diese Tiere, wie oben erwähnt, alle derart operiert, daß nach Öffnung der Cornea das Stück zwischen Linse und Iris hindurch in die hintere Kammer gebracht wurde; auch die Linse wurde dabei meist mehr oder weniger in die hintere Kammer gedrängt, in vier Fällen (60, 63, 85 und 88) ist sie zur Zeit der Fixation noch nicht wieder normal in die Pupille eingetreten, bei Nr. 86 liegt sie fast normal, bei Nr. 83 (Fig. 54), 84 und 87 liegt sie zur Zeit der Fixation ganz normal in der Pupille.

Das implantierte Irisstück liegt hierbei in zwei Fällen (Nr. 60 und 63) frei in der hinteren Kammer, in vier Fällen (Fig. 53 Nr. 83, 84, 86 und 87) ist es vorn oben, in einem Falle (Nr. 88) an die untere Iris angeheilt und hat weder sein Pigment ausgestoßen, noch zeigt es sonst irgendwelche regenerativen Veränderungen.

Nur in einem Falle (Nr. 85) zeigt das Stück auf drei Schnitten ($_{6\ 1-8}$ à 15 μ) und der obere Irisrand, an den das Stück zum Teil angeheilt ist, ebenfalls auf drei Schnitten ($_{10}^{1}$—$_{1}^{2}$) einige entpigmentierte Zellen, die man vielleicht als einen ersten Regenerationsversuch ansprechen könnte; in diesem Falle nun zeigt die Linse Spuren einer Verletzung: nur wenige Schnitte später (85 $_{3\ 1-9}^{2}$) findet sich, der Linse anliegend und etwas in der vorderen Kammer, eine zerfallende Masse, die höchstwahrscheinlich ausgetretene Fasersubstanz ist; auf den gleichen Schnitten ist das vordere Linsenepithel noch unregelmäßig und zeigt deutlich die Spuren einer Läsion.

Selbst wenn wir diesen Fall, dessen Resultat übrigens durchaus den gezogenen Schlüssen entspricht, unberücksichtigt lassen, bleiben noch sieben Fälle (Nr. 60, 63, 83, 84, 86, 87 und 88) in denen die Linse und das Stück erhalten ist, ohne Regenerationsversuche zu zeigen.

Dies Resultat liefert somit die Probe auf die aus den andern Experimenten gezogenen Schlüsse, indem im Auge keine Beeinflussung zur Regeneration stattfindet, wenn die Linse erhalten bleibt.

Außerdem wird durch diese Resultate noch eine andere Frage geklärt: Wie oben (S. 434) schon gesagt, wurde die Linse bei der Implantation des Stückes meist in die hintere Kammer verdrängt. In vier Fällen (Nr. 60, 63, 85 und 88), (s. S. 434), ist sie nun selbst zur Zeit der Fixation noch nicht wieder normal in die Pupille eingetreten. Hier haben wir demnach etwas modifiziert das Experiment der Verlagerung der Linse in die hintere Kammer (II. Kapitel, 3. Versuchsreihe, S. 412) vor uns. Als Resultat ergibt sich, daß nur in demjenigen von diesen vier Fällen, in dem die Linse verletzt worden war (Nr. 85), es zwar nicht zu einer Regeneration, sondern nur zu einer ganz geringen Entpigmentierung gekommen ist — während in den andern drei Fällen sowohl Iris als Stück, trotz der Änderung des normalen Linsendruckes, unverändert geblieben sind.

Somit dürfte die Frage, ob der Wegfall des normalen Druckes oder einer Antisekretion der Linse die Ursache für das Einsetzen des Einflusses der Retina ist, mit großer Wahrscheinlichkeit dahin zu beantworten sein, daß das wesentliche und ausschlaggebende Moment bei der Exstirpation der Linse nicht der Wegfall

ihres Druckes auf die Iris ist, sondern der Wegfall einer Sekretion der Linse.

Daß es auch bei dieser Operation wirklich nur des Wegfalls der Linse aus dem Auge bedurfte, um die Regeneration einsetzen zu lassen, zeigen uns die Fälle, in denen die Linse ausgestoßen wurde oder zerfiel. Der Unterschied gegen der 1. Versuchsreihe dieses Kapitels ist dann nur der, daß hier die Linse erst nachträglich entfernt wurde und die Iris des Auges stets intakt blieb. Es sind, wie gesagt, auch die Resultate ganz ähnliche. Trotzdem möchte ich diese letzten zwölf Fälle hier noch ausführlicher beschreiben — da sie nicht nur die schon mitgeteilten vermehren, sondern auch durch neue Tatsachen erfreulich ergänzen. Es sind dies folgende zwölf Tiere: 1912: Nr. 128, 130, 133; 1913: Nr. 47, 48, 51, 56, 62, 64, 65, 66 und 82.

Experimente: Bei Nr. 66, 1913, nach 16 Tagen fixiert, wurde die Linse ausgedrängt oder zerfiel; die Iris hat ein eben losgelöstes Regenerat mit Fasernhügel gebildet; das implantierte Stück liegt frei in der hinteren Kammer und hat ebenfalls eine kleine Linse regeneriert, in diesem Falle aber nach oben zu, also entgegen der Schwerkraft (Fig. 55 und 56). Es sind also hier zwei isolierte Linsen gebildet worden, ganz wie bei 1912 Nr. 124 (S. 420) — aber mit dem charakteristischen Unterschied, daß dort die vom Stück gebildete Linse die größere und weiter differenzierte war, weil die obere Iris ja abgeschnitten wurde und die Regeneration so verzögert eintrat, während hier die Iris das größere Regenerat gebildet hat, da sie ja ganz unverletzt war, und die vom Stück gebildete und losgelöste Linse deutlich kleiner ist.

Auch dieser Befund, der sich bei Nr. 130 wiederholt, sowie die eben besprochenen sieben Fälle, in denen das abgeschnittene Irisstück im Auge nicht regeneriert hat, zeigt, daß die direkte Reizung der Iris durch die Operation durchaus nicht die Ursache der Regeneration ist, sondern daß vielmehr durch eine mit Verletzung verbundene Reizung die Regeneration verzögert wird.

Ebenfalls zwei Linsen sind bei Nr. 82, 1913, nach 14 Tagen fixiert, gebildet worden; das Stück ist hier an die Iris angeheilt, die Linse ausgedrängt oder zerfallen. Iris und Stück haben je ein Regenerat

gebildet, doch ist das Stück, das die Pupille ausfüllt, mit der Iris derart verwachsen, daß beide Regenerate kaudalwärts verdrängt und, noch nicht losgelöst, an ihren Ansatzstellen miteinander verschmolzen sind. Höchst bemerkenswert ist, daß bei diesen nicht nach unten, sondern nach hinten zu gebildeten Regeneraten die Entwicklung der Linsenfasern in jeder der beiden Linsen ebenfalls an der nach der Retina zugekehrten Seite stattfindet.

Da also, worauf auch schon oben hingewiesen wurde, selbst bei anormaler Lage der Regenerate immer wieder diese Erscheinung beobachtet wird, so deutet dies mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß der Ort der Linsenfaserbildung nicht innerhalb des Bläschens bestimmt ist, indem sich etwa die Linsenfasern immer in der Mitte des Bläschens, vis-à-vis der Ablösungsstelle (normale Entwicklung) oder in 90° von ihr (normale Regeneration) bilden, sondern daß hierbei ein Einfluß des Auges wirksam ist. — Nach den mitgeteilten Resultaten wäre diese Einwirkung des Auges ungezwungen so zu denken, daß der von der Retina sich ausbreitende (sekretorische) Einfluß bzw. seine Konzentration oder Intensität die direkte Veranlassung der Faserbildung an derjenigen Stelle des Bläschens ist, die jeweils zuerst und daher am intensivsten von ihm getroffen wird.

Kommt es aus irgendeinem Grunde nicht erst zur Bildung eines wirklichen Bläschens, so wirkt der Einfluß auf die ganze umbildungsfähige Zellmasse gleich stark und es bilden sich gleichmäßig konzentrisch geschichtete Fasern, wie wir sie aus Fischels Lentoiden kennen, wie sie auch bei meinen, wahrscheinlich aus Iriszellen gebildeten Lentoiden entstanden sind und wie sie der S. 430 mitgeteilte Fall der Linsenfaserbildung in einem eingewachsenen Epithelstrang zeigt.

Allerdings hat Fischel 1898 (S. 378) einen Fall mitgeteilt, in dem ein frei in der vorderen Kammer liegendes Irisstückchen eine kleine Linse zeigt, die ihre Fasern der Hornhaut zukehrt; Fischel nimmt als ursächliches Moment eine Drehung des Stückchens (vor Bildung der Linse) an; ich würde für diesen Fall eine Drehung des Stückchens nach Bildung der Linse annehmen müssen[1]).

[1]) Fischel selbst korrigiert (1900, S. 92) diese Annahme und leitet diese Linse, mit übrigens ganz unregelmäßig ausgebildeten Fasern, von der neu gebildeten oberen Iris ab.

Eine solche Abhängigkeit der polaren Differenzierung der Linse von Einflüssen des Auges wäre aber sicherlich auf diejenigen Arten beschränkt, bei denen überhaupt die Bildung der Linse vom Auge abhängig ist. Für *Rana esculenta* hat Spemann (1907 und 1912) und für *Rana palustris* King (1905) gezeigt, daß die Linse sich auch ohne Auge bildet, und zwar in ihrer charakteristischen Form; die Linse bedarf in diesen Fällen also weder zu ihrer Auslösung noch zu ihrer polaren Differenzierung des Auges.

Auch für die andern Arten betrachte ich diese Annahme nur als eine Erklärungsmöglichkeit für die Tatsache, daß sich die Linsenfasern in allen von mir beobachteten Fällen nicht in Abhängigkeit von der Ablösungsstelle des Bläschens, sondern immer der hinteren Kammer zugekehrt entwickelt haben.

Ein jüngeres Stadium der Bildung von zwei Regeneraten stellt Nr. 62, 1913, nach 11 Tagen fixiert, dar: das Stück liegt in der Pupille und regeneriert ventralwärts, und ebenso hat die Iris ein Regenerat gebildet; infolge der ungünstigen Lage des Stückes sind hier die Bilder aber nicht so klar wie bei Nr. 82 und 66.

Bei dem vorhin besprochenen Tiere Nr. 66 (S. 436) war keine Möglichkeit einer Verschmelzung der Regenerationsbläschen vorhanden, es bildeten sich, wie bei Nr. 124, 1912 (S. 420), zwei getrennte Linsen; bei Nr. 82 (S. 436) regenerierte Stück und Iris gleichsinnig und die Regenerate sind wenigstens am distalen Ende vollkommen getrennt; anders ist das Resultat, wenn Stück und Iris derart liegen, daß ihre Regenerationsbläschen einander entgegenwachsen: Die oben mitgeteilten Resultate der 1. Versuchsreihe (S. 418ff.) haben gezeigt, daß es in diesem Falle durch Verschmelzung der Regenerate zur Bildung einer »doppelzentrischen Linse« kommen kann — aus den Experimenten dieser Versuchsreihe erhielt ich aber noch einige Tiere, bei denen die Verschmelzung der Regenerationsbläschen noch weitergegangen ist und dergestalt sich aus zwei Anlagen selbst einzentrische Linsen entwickelt haben.

Ein Fall (1912, Nr. 130) zeigt auch hier eine doppelzentrische Linse, die deshalb besondere Beachtung verdient, weil sie auf den ersten Blick zeigt, was eben über das Zustandekommen

solch einer Linse gesagt ist: das Stück liegt in diesem Falle nach Ausstoßung oder Zerfall der Linse, frei unten hinter der Iris (s. Fig. 57 und 58); es hat dorsalwärts regeneriert und steht ($130\frac{2}{1}$) noch in fester Verbindung mit dem von ihm gelieferten Linsenepithel (Fig. 57). An dieser Stelle liegt innerhalb des Linsenepithels noch der letzte, stets verräterische Pigmentrest; zwei Schnitte später ($130\frac{2}{3}$, Fig. 58) ist offenbar die Loslösungsstelle von der oberen Iris, die an dieser Stelle noch einige unpigmentierte Zellen aufweist; auch hier liegt innerhalb des Linsenepithels das verräterische Pigmentklümpchen. Die Doppelstruktur der Fasersubstanz ist aus der Abbildung ohne weiteres deutlich.

Daß meine Auffassung des Zustandekommens dieser »doppelzentrischen Linsen« aus zwei Regenerationsbläschen richtig ist, geht zahlenmäßig auch daraus hervor, daß unter den wenigen in Frage kommenden Experimenten sich vier Tiere mit doppelzentrischer Linse finden, während unter den aus andern Experimenten gebildeten Regeneraten, wo die Möglichkeit einer Bildung und Verschmelzung von zwei Regenerationsbläschen nicht vorlag, 53 Tiere ein Regenerat mit Fasern gebildet haben, ohne daß auch nur eine einzige Linse zwei Zentren aufwiese.

Wie in dem oben mitgeteilten Falle (Nr. 66, S. 436) die Iris die größere, das Stück die kleinere Linse gebildet hat, so ist auch hier ganz entsprechend der vom Stück gelieferte untere Faserkern der kleinere, der von der Iris gelieferte obere der größere. Der Grund hierfür ist auf S. 436 schon dargelegt.

Diese Fälle (Nr. 66, 1913, und Nr. 130, 1912) zeigen außerdem, was Wolff 1901 (S. 337) schon durch seine mühevollen Experimente der Regeneration in Rückenlage bewiesen hat, daß die Schwerkraft ohne Einfluß auf die Bildung des Regenerates ist, da hier in beiden Fällen das Stück dorsalwärts bei normaler Lage des Tieres regeneriert hat, die Iris selbst im gleichen Tiere aber ventralwärts ihr Regenerat bildete. Weiter unten wird noch ein dritter Fall (1913, Nr. 64) der Bildung eines Regenerates entgegen der Schwerkraft besprochen werden.

Während bei Nr. 130, 1912, das Stück unten in der Pupille lag, finden wir es bei Nr. 133, 1912, in der hinteren Kammer; auch hier wurde die Linse ausgedrängt oder zerfiel, ebenso wie in allen noch hierhergehörigen übrigen Fällen. Auch hier ist es zur Bildung nur

einer Linse gekommen, von der sich nicht feststellen läßt, ob sie ein- oder zweizentrisch ist. Doch ist noch ($133_4 \frac{2}{10}$) deutlich zu sehen, daß das Linsenepithel vorn von der Iris und hinten vom Stück aus gebildet ist; die Linse liegt somit innerhalb der Iris zwischen ihr und dem Stück und hat gleichsam zwei Epithelkappen, die im Äquator in der Bildung von Linsenfasern zusammentreffen. Wie gesagt, handelt es sich möglicherweise schon in diesem Falle um eine einzentrische Linse.

Eine tadellos einzentrische Linse, vom Stück und der Iris gebildet, liegt bei Nr. 64, 1913, vor: die Abbildung (Fig. 59) zeigt einen Schnitt ($\frac{2}{3}$), auf dem verhältnismäßig am günstigsten der Zusammenhang der Linse mit der Iris einerseits und dem an die untere Iris angeheilten Stück anderseits zu sehen ist[1]); auch hier finden wir wieder als Zeichen des doppelten Ursprungs und des Ortes der Loslösung oben wie unten die Pigmentreste innerhalb des Epithels. Die ganze Linse ist infolge ihrer Entstehung nicht rund, sondern eiförmig. Im Anschluß an die vorangehenden Resultate wird diese erstaunliche Tatsache des Zustandekommens einer normalen Linse aus zwei Anlagen verständlich.

Eine noch vollkommenere einzentrische Linse aus Iris und Stück ist bei Nr. 128, 1912, (Fig. 60) nach 14 Tagen fixiert, gebildet worden: das Stück ist kaudal verschoben innen an der Iris angeheilt, der Kern der Linse ist dementsprechend, und da die obere Iris mehr Material liefern konnte, um 4—5 Schnitte kaudalwärts aus der Mitte der Linse verschoben. Außerdem zeigt diese Linse, wie schon früher (S. 398) erwähnt, außerordentlich deutlich die neugebildeten Zonulafasern (Fig. 60).

Nicht mehr von Interesse sind die übrigen fünf Fälle: Nr. 48, nach 13 Tagen, Nr. 51 nach 4 Tagen und Nr. 56 nach 12 Tagen fixiert, zeigen beginnende Regeneration, Nr. 47 nach 4 Tagen und Nr. 65 nach 6 Tagen fixiert, haben noch nicht regeneriert.

Diese Resultate zeigen, daß in den Fällen, wo der Einfluß der Linse durch Ausstoßen oder Zerfall der Linse zu wirken aufhörte, die Regenerationsprozesse ganz in der Art einsetzen, als wenn die Linse sogleich bei der Operation exstirpiert worden wäre.

---

[1]) Der Zusammenhang mit dem Stück ist auf der Abbildung keineswegs so deutlich, wie er sich bei starker Vergrößerung auf mehreren Schnitten nachweisen läßt; ich gebe hier, wie gesagt, den »günstigsten« Schnitt.

Schluß.

Die mitgeteilten Experimente bezweckten, den immer noch rätselhaften Vorgang der Wolffschen Linsenregeneration zu analysieren. Es hat sich gezeigt, daß hierbei verschiedene Faktoren wirksam sind, durch deren Aufeinanderfolge normalerweise nach Exstirpation der Linse eine neue von der oberen Iris gebildet wird.

Es ergab sich, daß zur Bildung einer normalen Linse aus Zellen der oberen Iris nicht ein zellulärer Zusammenhang des Stückes mit dem Auge nötig ist (S. 420); es scheint jedoch nicht das Material der oberen Iris in sich selbst die Fähigkeit der Linsenbildung zu haben (S. 424), sondern hierzu eines Einflusses vom Auge aus zu bedürfen (S. 425).

Dieser Einfluß hat die Fähigkeit, ohne Zellverbindung frei durch die hintere Kammer wirksam zu sein (S. 422), und geht im besonderen von den Zellen der Retina aus (S. 425).

Die Retina wird zu diesem Einfluß nicht auf nervösem Wege vom Hirn aus veranlaßt, da ein transplantierter Teil des Auges auch an anderer Stelle eine Linse regenerieren kann (S. 426), sondern die Auslösung der Wirksamkeit dieses Einflusses geschieht durch den Wegfall der Linse — bei erhaltener Linse regeneriert ein ins Auge implantiertes Irisstück nicht (S. 435).

Bei diesem Wegfall der Linse scheint der Wegfall des Druckes der Linse auf die Iris erforderlich für die Möglichkeit einer Regeneration (S. 410 ff.), doch nicht auslösend für den Einfluß des Auges (S. 435); hierfür scheint vielmehr der Wegfall einer, durch die Experimente sehr wahrscheinlich gemachten Sekretion der Linse entscheidend zu sein (S. 436).

Doch bleibt unentschieden, ob erst nach Wegfall dieser Linsensekretion der Einfluß der Retina einsetzt, oder ob dieser Einfluß der Retina beständig wirkt und für gewöhnlich nur durch eine Gegensekretion der Linse paralysiert wird; die Sekretion einer kleineren implantierten Linse scheint nur im Verein mit dem annähernd normal wiederhergestellten Druck auf die Iris eine Regeneration vollkommen verhindern zu können (S. 404 ff.).

Ebenso bleibt unentschieden, ob vielleicht noch weitere Fakta für das Einsetzen der Wirksamkeit des Einflusses der Retina in Betracht kommen: Der durch Abfluß des Kammerwassers sinkende Druck innerhalb der ganzen Augenblase verringert offenbar die Schnelligkeit des Wachstums des ganzen Auges (S. 400), doch scheint er für das Einsetzen

des linsenbildenden Einflusses nicht in Betracht zu kommen, da eine Regeneration nach Wiedereinheilen einer Linse unterbleibt (S. 405 und 414). Welche weiteren Momente außerdem beim Wegfall der Linse noch wirksam sein mögen, entzieht sich wohl bis jetzt noch unserer Beurteilung.

Nachgewiesen ist aber durch diese Experimente, daß die bei der Operation stattgehabte direkte Alteration der Iris in der Art, wie Fischel annahm, sicherlich nicht die Ursache der Regeneration ist, da selbst bei allergeringster Reizung (I. Kapitel) doch regeneriert wird, wenn die Linse aus dem Auge entfernt ist — jedoch bei viel stärkerer Reizung eine Regeneration unterbleibt, wenn die Linse unverletzt im Auge erhalten ist (S. 435); durch eine mit Verletzung verbundene Reizung wird die Regeneration, oft beträchtlich, verzögert (S. 411, 416 und 436).

Nimmt man den durch die Experimente wahrscheinlich gemachten entscheidenden Einfluß der Sekretion der Linse für eine Regeneration bzw. Nichtregeneration an, so wird die schon von Fischel 1903 (S. 108 und anderwärts) betonte Beharrlichkeit der Linsenregeneration verständlich: nicht, wie Fischel meint, weil stets die Alteration der Iris stattgehabt hat, sondern weil stets mit Entfernung der Linse ihr Einfluß wegfällt und der linsenbildende Einfluß des Auges wirksam wird, beobachten wir diese erstaunliche Beharrlichkeit der Regeneration selbst an Augen, die durch besondere Eingriffe stark geschädigt, oft sogar schon teilweise degeneriert sind (vgl. S. 394 u. Fig. 61).

Bei einem frei durch die hintere Kammer wirkenden Einfluß des Auges kann man nach unsern bisherigen Kenntnissen wohl nur an ein Sekret denken, d. h. an Wirkungen infolge stofflicher Emissionen — doch ist, solange das Vorhandensein eines solchen Sekretes nicht direkt nachgewiesen ist, auch die Beeinflussung durch irgendwie übermittelte Energie nicht ohne weiteres abzuweisen.

Inwieweit wird durch diese Ergebnisse die Frage nach der Zweckmäßigkeit der Regeneration, die ja bis jetzt stets den Kernpunkt diesbezüglicher Untersuchungen bildete, während doch die Tatsachen noch einer gründlichen Analyse entbehrten, beleuchtet?

Hätte sich die Annahme Fischels bestätigt, daß es nur einer Alteration oder sonstigen mechanischen Reizung durch den Unter-

sucher bedürfe, um in den Zellen der Iris und vielleicht sogar der Retina die Bildung von Linsenfasern auszulösen, so wäre es in der Tat mit der Zweckmäßigkeit dieser Erscheinung nicht weit her!

Die Ergebnisse dieser Experimente haben es aber höchst wahrscheinlich gemacht, daß die Retina diejenige Instanz ist, unter deren Einfluß die Bildung von Linsenfasern aus geeignetem Material, seien es Zellen der oberen Iris, sei es Ektoderm, geschieht und die ihrerseits auch die Ausbildung der Linse im einzelnen reguliert. Diese Fähigkeit der Retina wird man in der Tat als für den Organismus normalerweise höchst zweckmäßig bezeichnen müssen; wollte man hiergegen die Erzeugung einer Linse durch transplantierte Teile des Auges als unzweckmäßig anführen, so würde man hierbei übersehen haben, daß die Retina doch auch in diesen Fällen schafft, was für sie nötig und zweckmäßig ist, — unabhängig davon, ob dieses im einzelnen zweckmäßig gebildete im ganzen Organismus funktionsfähig und somit unter diesem weiteren Gesichtspunkte zweckmäßig ist.

Eine andere Frage ist die von Wolff behauptete »primäre« Zweckmäßigkeit dieser Erscheinung: Spemann wies, wie in der Einleitung ausgeführt, darauf hin, daß bei der Regeneration der Linse die gleichen Faktoren tätig sein möchten, wie bei der normalen ontogenetischen Entstehung der Linse. Weismann, Schimkewitsch und wohl auch Fischel nehmen an, daß bei der Regeneration der Linse aus der oberen Iris von den Vorfahren erworbene und vererbte Fähigkeiten eine Rolle spielen; Weismann versuchte auch schon, die Möglichkeit des Linsenverlustes und damit die Möglichkeit des Vorkommens der Linsenregeneration in Freiheit nachzuweisen, wogegen Wolff (1901, S. 348) eine solche Möglichkeit ablehnt.

Hierzu kann ich mitteilen, daß ich 1912 und 1913 in zwei Fällen diese Regeneration aus der oberen Iris an nicht operierten Tieren beobachtet habe: Die eingehende Besprechung dieser Tiere behalte ich mir für eine spätere Arbeit vor, doch möchte ich einen Fall hier abbilden: Die Larve war am 6. Juli in einem Tümpel gefangen; als sie am 12. Juli operiert werden sollte, bemerkte ich, daß im linken Auge die Linse fehlte und die Pupille nicht vorhanden oder nur ganz undeutlich war; das Tier wurde sofort isoliert und nach 6 Tagen der Beobachtung (18. Juli) war ein Regenerat zu erkennen; das Tier wurde fixiert, es zeigt ein Regenerat mit Fasern, noch in deutlichem Zusammenhange mit der oberen Iris, eines der schönsten Regenerationspräparate, das ich überhaupt besitze (Fig. 62 und Fig. 11).

Da zu den zwei sicheren Fällen, die ich besitze, noch ein drittes Tier, dessen eine Linse wahrscheinlich regeneriert ist, hinzukommt, möchte ich sogar annehmen, daß die Regeneration der Linse von der oberen Iris in Freiheit durchaus nicht so selten ist, sondern nur bei der Schnelligkeit, mit der sie bei den Larven von Tritonen vor sich geht, sich bisher der Beobachtung entzogen hatte. Ich selbst hatte in diesen beiden Jahren vielleicht 600 Larven in Händen und fand nicht weniger als zwei sichere und einen wahrscheinlichen Fall der Regeneration, d. h. 0,5% aller Larven.

Wenn somit diese Linsenregeneration nicht bei den Experimenten Wolffs oder Coluccis zum ersten Male aufgetreten, sondern schon Generationen hindurch in Freiheit und offenbar gar nicht so selten vorgekommen ist, besteht — entgegen Wolffs Auffassung — für sie wie für andere Fähigkeiten des Organismus die Möglichkeit einer allmählichen Entstehung und Ausbildung. Eine Erklärung durch Selektion erwies allerdings schon Wolff (1901, S. 350) als verfehlt; jedoch halte ich es der Untersuchung wert, ob sich aus den Verschiedenheiten in der Linsenregeneration bei den einzelnen Tieren nicht Anhaltspunkte für eine Geschichte der Linsenregeneration ergeben; diesbezügliche vergleichende Untersuchungen sind von mir bereits in Angriff genommen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Alteration des Auges bzw. der Iris infolge der Operation ist ohne Bedeutung für eine Regeneration oder Nichtregeneration der Linse (S. 392, 414, 436); durch eine mit Verletzung verbundene Alteration wird die Regeneration meist verzögert (S. 411, 416, 436).

Die von Wolff, E. Müller und Fischel mitgeteilten Beobachtungen über die normale Regeneration werden im allgemeinen bestätigt (S. 392).

Es gibt ein Optimum im Alter der Larve für die Schnelligkeit der Regeneration. Dieses Optimum liegt noch vor der Metamorphose auf dem Stadium, in dem die Lider noch nicht gebildet sind (S. 393/394).

Das Regenerat ist zur Zeit der Ablösung bei Tieren verschiedenen Alters verschieden weit entwickelt (S. 394).

Verschiedene Arten regenerieren verschieden schnell (S. 396).

Triton taeniatus und *Triton cristatus* regenerieren in etwas verschiedener Weise (S. 397).

Die regenerierte Linse gleicht der normalen auch im inneren Bau (S. 397, 413) und kann mit gleichem Erfolge abermals exstirpiert werden (S. 398).

Auch die Zonulafasern werden wieder hergestellt (S. 398).

Die Iris befindet sich in einem Tonus, so daß sich die Pupille nach Wegfall der Linse erheblich verengert (S. 399 und 413).

Das operierte Auge bleibt gegenüber dem normalen im Wachstum zurück, wahrscheinlich infolge des verringerten Turgors der ganzen Augenblase (S. 399—400).

Infolge einer starken Verletzung kann sich das Auge beträchtlich verkleinern (S. 412 und 416).

Selbst solche teilweise degenerierte Augen regenerieren mit erstaunlicher Beharrlichkeit (S. 394, 412, 416, 423 und 427).

Die Cornea hat den normalen Zustand um so schneller wieder erreicht, je jünger das Tier ist (S. 401).

Im Auge zurückgelassene Linsenreste können resorbiert werden (S. 401) oder regenerieren (S. 402).

Bei Implantation einer (kleineren) Linse unterbleibt die Regeneration ganz, wenn diese Linse normal einheilt (S. 404).

Liegt diese kleinere Linse mehr oder weniger in der vorderen oder hinteren Kammer, so kann eine Regeneration eingeleitet werden (S. 406).

Eine in ein älteres Tier implantierte kleinere Linse wächst in diesem schneller als ihre im jüngeren Tier zurückgelassene Schwesterlinse (S. 405).

Eine herausgenommene und reïmplantierte Linse kann wieder einheilen und erhalten bleiben, ohne daß Regeneration eintritt (S. 414).

Transplantierte Linsen einer anderen Art (S. 405) und selbst Gattung (S. 406) können einheilen und erhalten bleiben.

Ein hemmender Einfluß auf die Regeneration wird ausgeübt:

a) durch den Druck (der Linse) auf die Iris (S. 406, 410, 411, 412, 415);

b) durch eine Sekretion der Linse (407, 410, 412, 415).

Durch den Zerfall einer, selbst abgetöteten, Linse wird das Auge nicht geschädigt (S. 411).

Eine in die hintere Kammer verlagerte Linse kann wieder normal einheilen; in diesem Fall tritt keine Regeneration ein (S. 413).

Ein Stück der oberen Iris kann im Auge, frei in der hinteren Kammer liegend, d. h. ohne zelluläre Verbindung mit dem Auge, eine vollkommene Linse bilden (S. 420, 436).

Die Zellen der oberen Iris scheinen nicht in sich selbst die Fähigkeit der Bildung von Linsenfasern zu haben (S. 424), sondern hierzu eines Einflusses des Auges zu bedürfen (S. 425).

Dieser Einfluß scheint im besonderen von den Zellen der Retina auszugehen (S. 425).

Da er ohne zelluläre Verbindung wirksam ist (S. 422), handelt es sich wahrscheinlich um ein von der Retina ausgehendes Sekret (S. 425).

Dieser Einfluß breitet sich nicht im Körper aus, weder durchs Blut noch durch die Gewebe, sondern bleibt auf das Auge und seine allernächste (S. 430) Umgebung beschränkt (S. 428).

Das Auge wird zu diesem Einfluß nicht auf nervösem Wege veranlaßt (S. 426), sondern durch den Wegfall der Linse (S. 436).

Der Wegfall des Linsendruckes auf die Iris ist nötig für das Zustandekommen einer normalen Regeneration (S. 410ff.), aber wahrscheinlich nicht auslösend für die Wirksamkeit des linsenbildenden Einflusses des Auges (S. 435/436).

Die lebende Linse besitzt eine Sekretion (S. 412).

Der Wegfall dieser Sekretion der Linse ist nötig für die Wirksamkeit des Einflusses der Retina (S. 436).

Unentschieden bleibt, ob für die Wirksamkeit des Einflusses der Retina außer dem Wegfall der Sekretion der Linse noch weitere Momente in Betracht kommen (S. 442); ebenso, ob der linsenbildende Einfluß des Auges dauernd wirkt und seine Wirksamkeit für gewöhnlich durch die Linse paralysiert wird — oder ob dieser Einfluß erst nach Wegfall der Linse aus dem Auge einsetzt (S. 441).

Wird ein Stück der oberen Iris abgeschnitten, so tritt von den nächst oberen Zellen Regeneration ein (S. 416, 423), ohne daß die Iris vorher neugebildet zu werden braucht (S. 417).

Bleibt dieses abgeschnittene Stück im Auge oder wird in ein linsenloses Auge ein oberes Stück einer andern Iris implantiert, so tritt Regeneration an der Iris und am Stück ein (S. 417); auf diese Art können in einem Auge zwei (oder noch mehr S. 421) getrennte Linsen gebildet werden (S. 420, 436, 437).

Verschmelzen jedoch im gleichen Experiment die Regenerate, so kann eine doppelzentrische Linse zustande kommen (S. 438/439).

Geht die Verschmelzung noch weiter, so kann aus zwei Anlagen eine mehr oder weniger normale Linse gebildet werden (S. 440).

In diesen Fällen ist das Regenerat der oberen Iris das größere, wenn sie unverletzt blieb (S. 436, 439), — das Regenerat des Stückes das größere, wenn dieses Stück aus der oberen Iris desselben Auges ausgeschnitten wurde (418, 420).

Hierbei kann im gleichen Auge sowohl entsprechend als auch entgegen der Schwerkraft regeneriert werden (S. 436, 439).

Bei erhaltener Linse regeneriert das ins Auge implantierte Stück der oberen Iris nicht (S. 434, 435), gleichgültig, ob die Linse normal in der Pupille oder mehr oder weniger in der hinteren Kammer liegt (S. 435).

Diese gleichen Stücke regenerieren bei nachträglichem Wegfall der Linse (S. 436 ff.).

Der von der Retina ausgehende Einfluß könnte möglicherweise bei den Arten mit abhängiger Linsenbildung die Ursache für die polare Differenzierung der Linse sein (S. 437).

Ein transplantiertes Stück des Auges kann auch bei älteren Larven aus Kopfhaut Linsenfasern erzeugen, wenigstens in neugebildeten Abkömmlingen solcher Hautzellen (S. 430).

Liegt das transplantierte Stück des Auges sehr dicht unter der Haut, so zeigt die über ihm gebildete Haut den Charakter einer kleinen Cornea (S. 431 ff.).

Die gleiche Art der Linsenregeneration aus der oberen Iris kommt auch in der Natur nach Verletzung des Auges vor (S. 443).

Literaturverzeichnis.

Brachet et Benoit, 1899, Sur la régénération du cristallin. In: Bibliographie anatomique.

Colucci, V. S., 1885, Studio sperimentale sulla rigenerazione degli arti e della coda nei Tritoni. In: Rendiconto delle sessioni della R. Accad. d. Scienze dell' Ist. di Bologna.

—— 1891, Sulla rigenerazione parziale dell' occhio nei Tritoni. In: Mem. Accad. Sc. Ist. Bologna. Ser. V. Vol. 1.

Fischel, A., 1898, Über die Regeneration der Linse. In: Anat. Anz. Bd. 14.

—— 1900a, Über die Regeneration der Linse. In: Anat. Hefte. Abt. I. Hft. 44.

Fischel, A., 1900b, Zur Frage der Linsenregeneration. In: Anat. Anz. Bd. 18.
—— 1903, Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linse. In: Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 15.
King, H. D., 1905, Experimental studies on the eye of the frog embryo. Ibid. Bd. 19.
Lewis, W. H., 1904, Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. 1. On the origin of the lens. Amer. Journ. Anat. Vol. 3.
—— 1905, Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. 2. On the cornea. In: Journ. exper. Zool. Vol. 2.
—— 1907a, Experimental studies on the development of the eye in Amphibia. 3. On the origin and differentiation of the lens. Ibid. Vol. 6.
—— 1907b, Lens-formation from strange ectoderm in Rana sylvatica. Ibid. Vol. 7.
—— 1907c, Experiments on the origin and differentiation of the optic vesicle in Amphibia. Ibid. Vol. 7.
Müller, E., 1893, Über die Regeneration der Augenlinse nach Exstirpation derselben bei Triton. In: Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 47.
Pardo, R., 1906, Osservazioni sulla rigenerazione del cristallino. In: Atti Accad. Lincei. Vol. 15.
Rabl, C., 1898, Über den Bau und die Entwicklung der Linse. 1. Teil. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63.
Randolph, R. L., 1900, The regeneration of the crystalline lens. In: Contributions to the Sc. of Med. p. 237—263.
Roethig, P., 1898, Über Linsenregeneration. Inaug.-Dissert. Berlin.
Schimkewitsch, W., 1902, Über den atavistischen Charakter der Linsenregeneration bei Amphibien. In: Anat. Anz. Bd. 21.
Spemann, H., 1901, Über Korrelationen in der Entwicklung des Auges. In: Anat. Anz. Bd. 19. Ergänzungsbd.
—— 1905, Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen. In: Zool. Anz. Bd. 28.
—— 1907, Neue Tatsachen zum Linsenproblem. Ibid. Bd. 31.
—— 1912, Zur Entwicklung des Wirbeltierauges. In: Zool. Jahrb. Bd. 32.
Uhlenhuth, E., 1913, Die synchrone Metamorphose transplantierter Salamanderaugen. In: Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 36.
Wolff, G., 1894, Bemerkungen zum Darwinismus mit einem experimentellen Beitrag zur Physiologie der Entwicklung. In: Biol. Zentralbl. Bd. 14.
—— 1895, Entwicklungsphysiologische Studien. I. Die Regeneration der Urodelenlinse. In: Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 1.
—— 1900, Zur Frage der Linsenregeneration. In: Anat. Anz. Bd. 18.
—— 1901, Entwicklungsphysiologische Studien. II. Weitere Mitteilungen zur Regeneration der Urodelenlinse. In: Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 12.
—— 1903, Entwicklungsphysiologische Studien. III. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen des Irisepithels bei Triton. In: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 63.
Weismann, A., 1899, Tatsachen und Auslegungen in bezug auf Regeneration. In: Anat. Anz. Bd. 15.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind nach unretuschierten Originalphotographien angefertigt, die mit dem Edinger'schen Projektionsapparate E. Leitz' hergestellt wurden. Zur Ermöglichung genauer Vergleichung führe ich stets die verwandte Optik sowie die jeweils gewählte Vergrößerung auf.

Tafel XII.

Fig. 1—7. Konstatierung eines Optimums. Vgl. S. 393—394.
Fig. 1. *Tr. taen.* 1912, 27 $\frac{3}{4}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 2. *Tr. taen.* 1912, 17 $\frac{2}{11}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 3. *Tr. taen.* 1912, 2 $\frac{3}{5}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 4. *Tr. taen.* 1912, 72 $\frac{2}{5}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 5. *Tr. taen.* 1912, 77 $\frac{2}{5}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 6. *Tr. taen.* 1912, 135 $\frac{2}{3}$ Ok. I, Obj. 3. Vergr. 67, s. a. Fig. 17.
Fig. 7. *Tr. taen.* 1913, 67 $\frac{1}{3}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 8—9. *Salamandrina* regeneriert langsamer als *Triton*. Vgl. S. 396.
Fig. 8. *Sal.* 1912, 38 $\frac{3}{7}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 192.
Fig. 9. *Tr. crist.* 1912, 101 $\frac{4}{17}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 192.

Tafel XIII.

Fig. 10—11. Verschiedene Entwicklung des Regenerates zur Zeit der Loslösung. Vgl. S. 394—395 und Fig. 4.
Fig. 10. *Tr. taen.* 1912, 19 $\frac{4}{1}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 192.
Fig. 11. *Tr. crist.* 1912, 134 $\frac{2}{10}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 192.
Fig. 12—13. Regeneration aus Linsenresten. Vgl. S. 402.
Fig. 12. *Tr. taen.* 1912, 5 $\frac{3}{7}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 13. *Sal.* 1912, 47 $\frac{3}{8}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 14. Komplikation bei Heilung der Cornea. Vgl. S. 401.
Tr. taen. 1912, 74 $\frac{4}{4}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 15. Kerne der regenerierten Linse in Reihen. Vgl. S. 397.
Tr. taen. 1912, 3 $\frac{4}{22}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 16. Regenerat charakteristisch für *Triton cristatus*. Vgl. S. 397.
Tr. crist. 1912, 61 $\frac{2}{4}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 192.

Tafel XIV.

Fig. 17. Regeneration nach beiderseitiger Exstirpation. Vgl. S. 394 und Fig. 6.
Tr. taen. 1912, 135 $\frac{2}{3}$ kein Ok., Obj. 3. Vergr. 32,5.
Fig. 18. Wiedereinheilen einer herausgenommenen Linse. Vgl. S. 390 und 414.
Sal. 1912, 40 $\frac{4}{2}$ Ok. I, Obj. 3. Vergr. 63.
Fig. 19—20. Jüngere Linse im älteren Tiere schneller gewachsen. Vgl. S. 395 und 405.
Fig. 19. *Tr. taen.* 1912, 4a $\frac{3}{13}$ kein Ok., Obj. 3. Vergr. 42,5.
Fig. 20. *Tr. taen.* 1912, 4b $\frac{3}{11}$ kein Ok., Obj. 3. Vergr. 42,5.
Fig. 21. Regeneration nach abermaliger Exstirpation. Vgl. S. 397—398.
Sal. 1912, 31 $\frac{2}{1}$ kein Ok., Obj. 3. Vergr. 32,5.
Fig. 22. Einheilen einer gattungsfremden Linse. Vgl. S. 406—407.
Trit.-Sal. 40b $\frac{2}{21}$ kein Ok., Obj. 3. Vergr. 42,5.

Tafel XV.

Fig. 23. Einleitung der Reg. nach Implantation einer kleineren Linse. Vgl. S. 406. *Tr. taen.* 1912, 36a $\frac{3}{3}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.

Fig. 24—25. Verzögerung der Regeneration bis zur Ausstoßung der implantierten Linse. Vgl. S. 407—408.

Fig. 24. *Tr. taen.* 1912, 9a $\frac{3}{15}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.

Fig. 25. *Tr. taen.* 1912, 10a $\frac{4}{3}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210 (vgl. Fig. 3).

Fig. 26—28. Beträchtlichere Verzögerung bei Zerfall der implantierten Linse im Auge. Vgl. S. 408—409.

Fig. 26. *Tr. taen.* 1912, 64 $\frac{5}{12}$ Ok. I, Obj. 5. Verg. 210 (vgl. Fig. 6).

Fig. 27. *Tr. taen.* 1912, 13a $\frac{3}{3}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.

Fig. 28. *Tr. taen.* 1912, 13b $\frac{4}{4}$ Ok. I, Obj 5. Vergr. 210.

Fig. 29—30. Verzögerung der Regeneration durch eine implantierte fixierte Linse. Vgl. S. 410—411.

Fig. 29. *Tr. taen.* 1912, 46 $\frac{2}{2}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210 (vgl. Fig. 3).

Fig. 30. *Tr. taen.* 1912, 45 $\frac{3}{16}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210 (vgl. Fig. 4).

Tafel XVI.

Fig. 31. Regeneration nach Abschneiden der oberen Iris. Vgl. S. 416—417. *Tr. crist.* 1912, 52 $\frac{3}{2}$ Ok. I, Obj. 3. Vergr. 67.

Fig. 32. Bildung von Regenerat und Regenerationsfalte(?) nach Wiederanheilen des Stückes. Vgl. S. 417.

T. crist. 1912. 112 $\frac{2}{1}$ Ok. I, Obj. 3. Vergr. 67.

Fig. 33—36. Doppelzentrische Linsen. Vgl. S. 418—419 und 421.

Fig. 33. *Tr. crist.* 1912, 122 $\frac{2}{3}$ Ok. I, Obj. 3. Vergr. 67.

Fig. 34. *Tr. crist.* 1912, 113 $\frac{2}{1}$ Ok. I, Obj. 5. Verg. 194.

Fig. 35. *Tr. crist.* 1912, 113 $\frac{2}{7}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 194.

Fig. 36. *Tr. crist.* 1912, 140 $\frac{1}{11}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.

Tafel XVII.

Fig. 37—40. Bildung von zwei Linsen in einem Auge infolge Regeneration des abgeschnittenen, nicht wieder angewachsenen Stückes. Vgl. S. 419—420.

Fig. 37. *Tr. crist.* 1912, 124_4 $\frac{2}{7}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210. Die aus der neu gebildeten Iris regenerierte Linse.

Fig. 38. *Tr. crist.* 1912, 124_4 $\frac{2}{10}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210. Beide Linsen im Anschnitt, wo sie einander am dichtesten genähert sind.

Fig. 39. *Tr. crist.* 1912, 124_4 $\frac{3}{10}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210. Die vom Stück aus gebildete Linse.

Fig. 40. *Tr. crist.* 1912, 124_5 $\frac{1}{7}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210. Dieselbe in Zusammenhang mit dem Stück.

Fig. 41—44. Auge mit drei Regeneraten. Vgl. S. 421.

Fig. 41. *Tr. crist.* 1913, 89a $\frac{1}{8}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210. Linsenbläschen mit ausgestoßenem Pigment.

Fig. 42. *Tr. crist.* 1913, 89a $\frac{2}{8}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.

Fig. 42 und Fig. 43. Linsen mit Fasern.

Fig. 43. *Tr. crist.* 1913, 89a $\frac{3}{2}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.

Fig. 44. *Tr. crist.* 1913, 89a $\frac{3}{2}$ Ok. I, Obj. 3. Vergr. 67. Dasselbe wie Fig. 43, Übersichtsbild.

Tafel XVIII.

Fig. 45—49. Bildung von Linsenfasern in einem eingewachsenen Epithelstrange. Vgl. S. 429—430.

Fig. 45. *Tr. taen.* 1913, 39 $\frac{2}{1}$ Ok. III, Obj. 3. Vergr. 110.
Fig. 46. *Tr. taen.* 1913, 39 $\frac{3}{1}$ Ok. III, Obj. 3. Vergr. 110.
Fig. 47. *Tr. taen.* 1913, 39 $\frac{3}{8}$ Ok. III, Obj. 3. Vergr. 110.
Fig. 48. *Tr. taen.* 1913, 39 $\frac{4}{5}$ Ok. III, Obj. 3. Vergr. 110.
Fig. 49. *Tr. taen.* 1913, 39 $\frac{4}{5}$ Ok. III, Obj. 5. Vergr. 333.

Fig. 50. Corneaähnliche Bildung der Epidermis. Vgl. S. 431 und Fig. 52.
Tr. taen. 1913, 20 $\frac{4}{5}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 160.

Tafel XIX.

Fig. 51 und 52. Irisstück, ins Labyrinth implantiert, ohne (Fig. 51) und mit (Fig. 52) Linse. Vgl. S. 424—425.

Fig. 51. *Tr. taen.* 1913, 14a$_2$ $\frac{2}{1^2}$ Ok. I, Obj. 3. Vergr. 67.
Fig. 52. *Tr. taen.* 1913, 20a $\frac{4}{6}$ Ok. I, Obj. 3. Vergr. 67.

Fig. 53 und 54. Nichtregeneration des Stückes bei erhaltener Linse. Vgl. S. 434.

Fig. 53. *Tr. crist.* 1913, 83 $\frac{3}{2}$ Ok. I, Obj. 3. Vergr. 67. Das angeheilte, unveränderte Irisstück.
Fig. 54. *Tr. crist.* 1913, 83$_3$ $\frac{2}{6}$ Ok. I, Obj. 3. Vergr. 67. Die erhalten gebliebene Linse.

Fig. 55 und 56. Bildung von zwei Linsen in einem Auge, entsprechend und entgegen der Schwerkraft. Vgl. S. 436 und Fig. 37—40.

Fig. 55. *Tr. taen.* 1913, 66 $\frac{2}{1^1}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.
Fig. 56. *Tr. taen.* 1913, 66 $\frac{4}{6}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 210.

Tafel XX.

Fig. 57—58. Doppelzentrische Linse aus zwei Anlagen. Vgl. S. 438—439 und Fig. 33—36.

Fig. 57. *Tr. crist.* 1912, 130 $\frac{2}{1}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 194.
Fig. 58. *Tr. crist.* 1912, 130 $\frac{2}{3}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 194.

Fig. 59—60. Einzentrische Linsen aus zwei Anlagen. Vgl. S. 438—440.

Fig. 59. *Tr. crist.* 1913, 64$_4$ $\frac{2}{3}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 160.
Fig. 60. *Tr. crist.* 1912, 128$_3$ $\frac{2}{1^1}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 67.

Fig. 61. Regeneration an einem teilweise degenerierten Auge. Vgl. S. 394—442.

Fig. 61. *Sal.* 1912, 46 $\frac{3}{1^2}$ Ok. I, Obj. 5. Vergr. 180.

Fig. 62. Die gleiche Art der Regeneration an einem nicht operierten Tiere. Vgl. S. 443 und Fig. 11.

Fig. 62. *Tr. crist.* 1912, 134$_2$ $\frac{2}{1^0}$ kein Ok., Obj. 3. Vergr. 32,5.

Lebenslauf.

Ich, Gustav Gerhard Horst Wachs, wurde am 3. November 1888 als Sohn des Kaufmanns Carl Hermann Wachs zu Dresden geboren. Ostern 1908 bestand ich daselbst die Reifeprüfung am Wettiner Gymnasium und besuchte dann die Technische Hochschule zu Dresden und die Universitäten Genf und Berlin; seit Frühjahr 1910 studierte ich an der Universität zu Rostock.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1

Fig. 2.

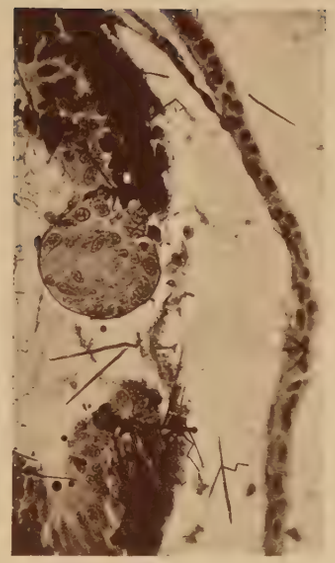


Fig. 3.

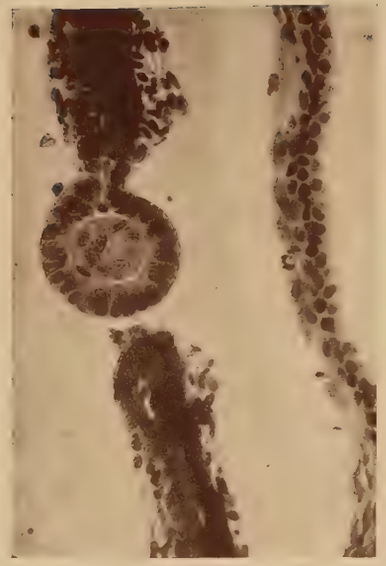


Fig. 4.

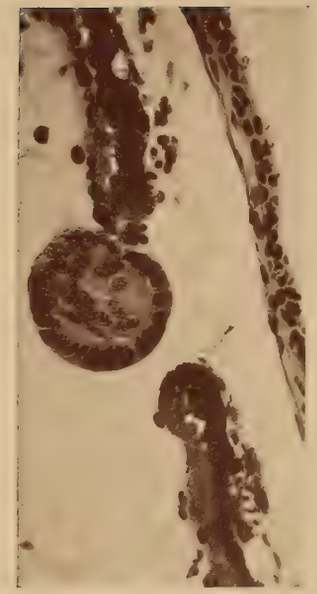


Fig. 5.

Fig. 6.

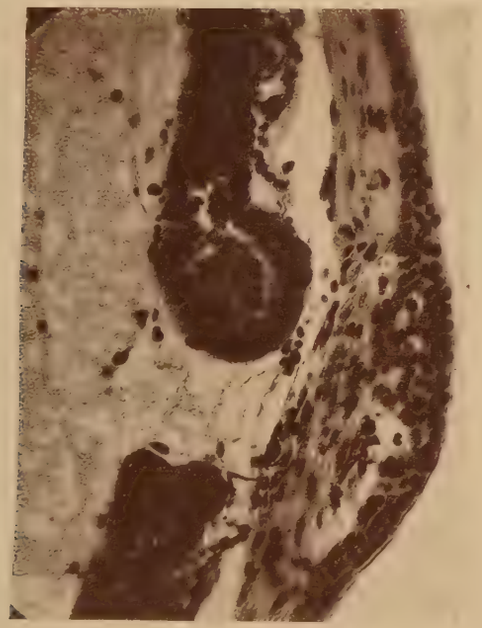


Fig. 7.

Fig. 8.

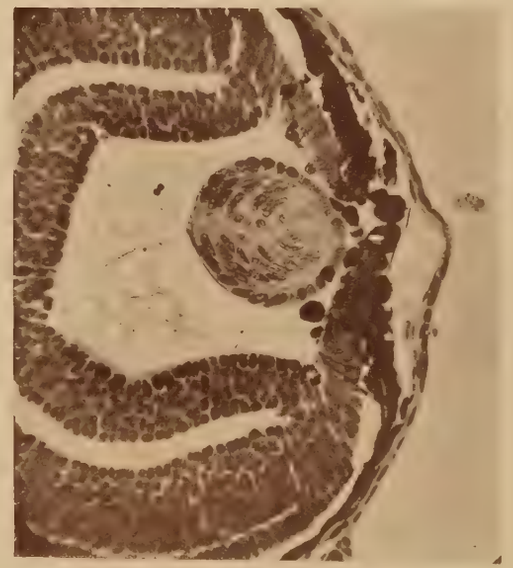


Fig. 9.

Fachs phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

Fig. 10.

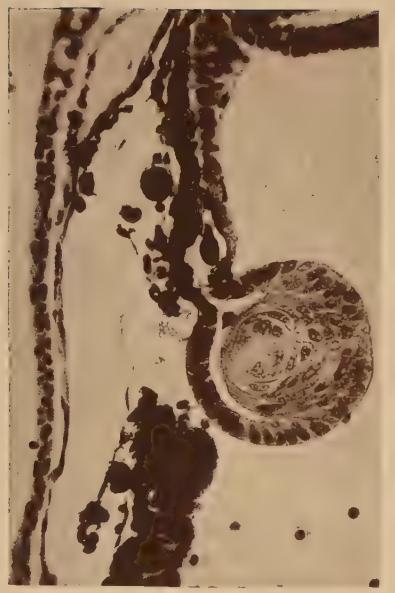


Fig. 11.

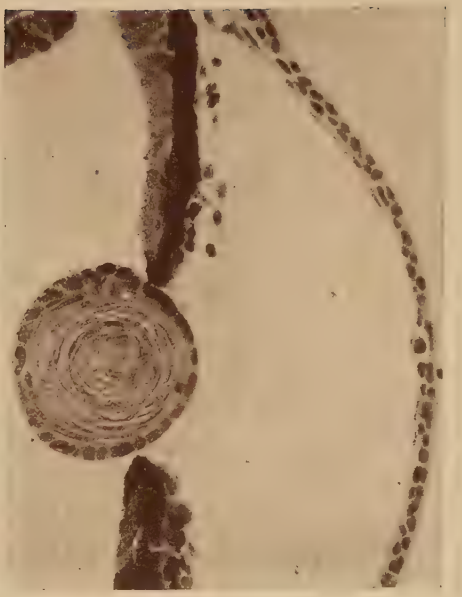


Fig. 12.

Fig. 13.

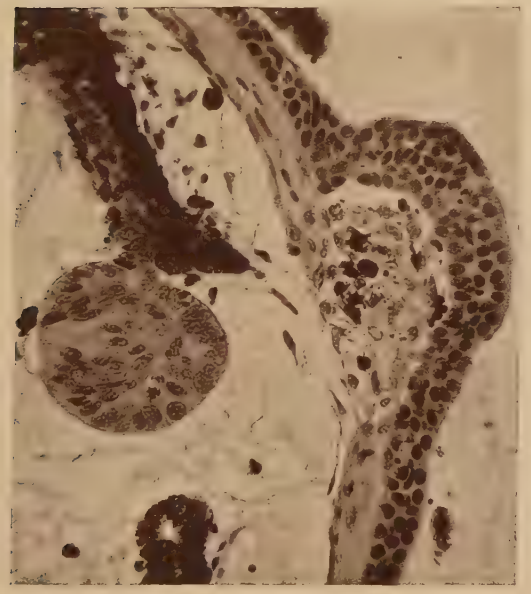


Fig. 14.

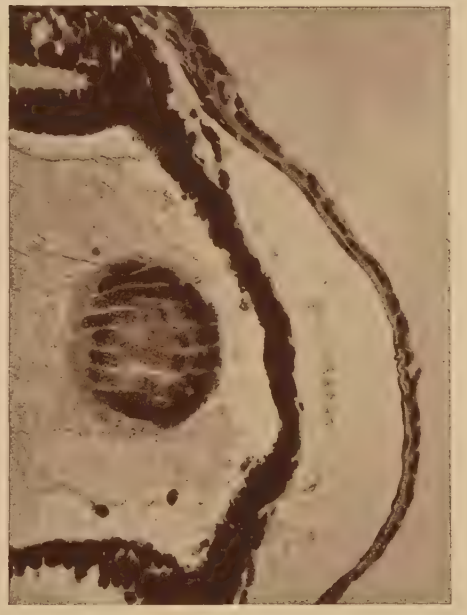


Fig. 15.

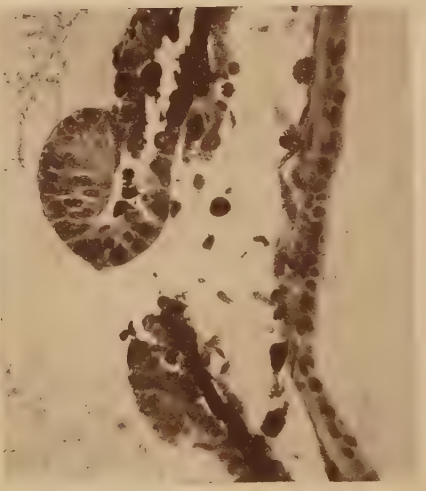


Fig. 16.

H. Weeks phot. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

Fig. 17.

Fig. 19.

Fig. 21.

Fig. 18.

H. Wachs phot.

Fig. 20.

Fig. 22.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

Fig. 17.

Fig. 19.

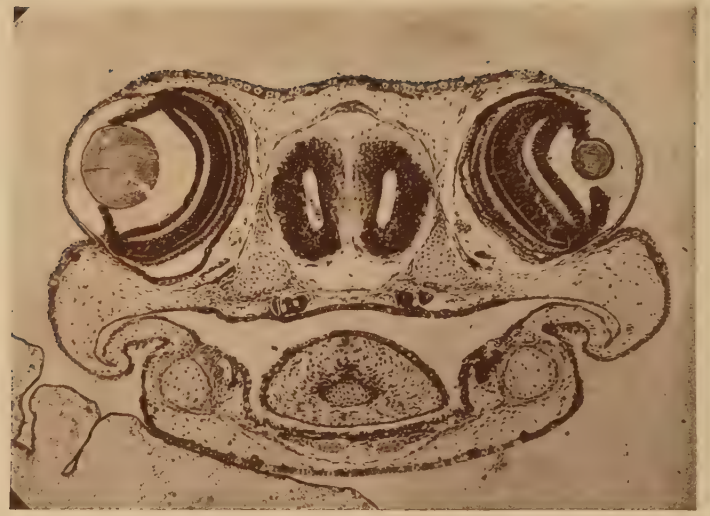


Fig. 21.

Fig. 18.

Fig. 20.

Fig. 22.

chs phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

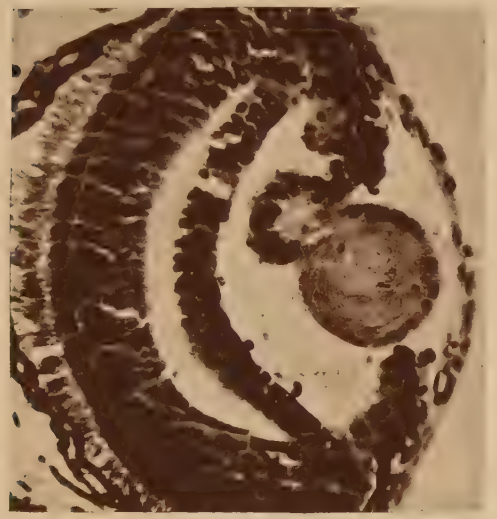


Fig. 23.

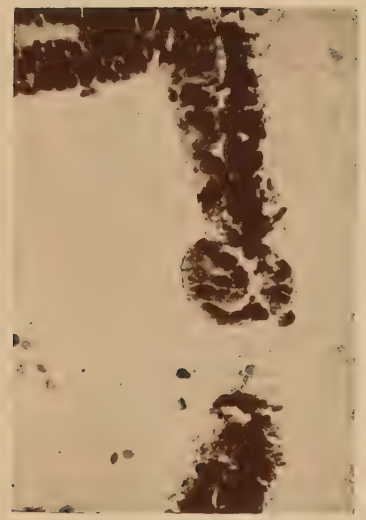


Fig. 24.

Fig. 25.

Fig. 26.

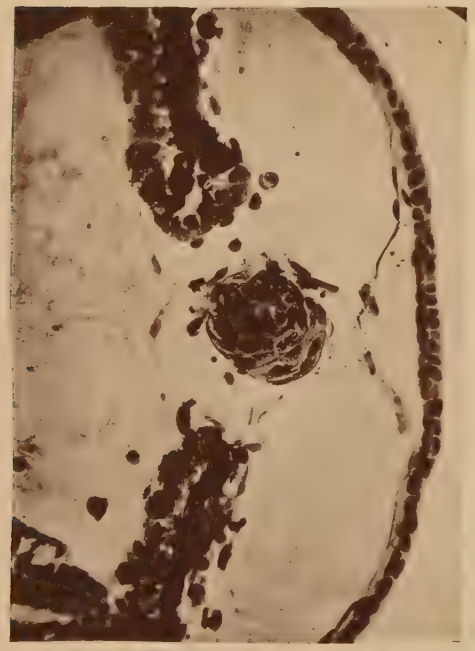


Fig. 27.

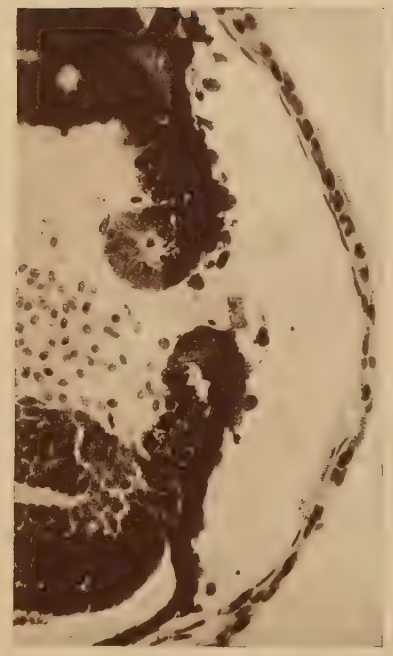


Fig. 28.

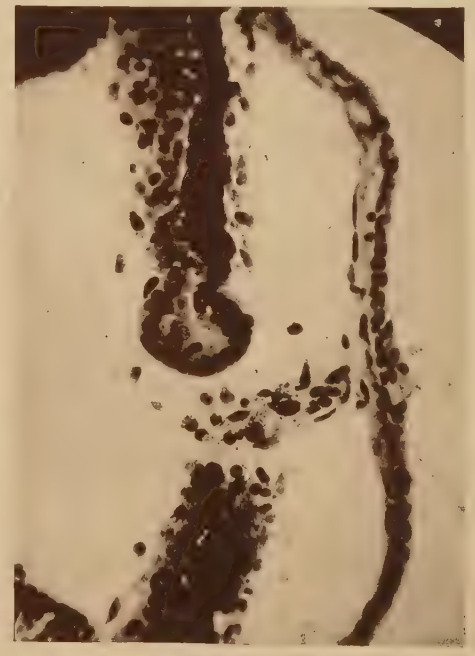


Fig. 29.

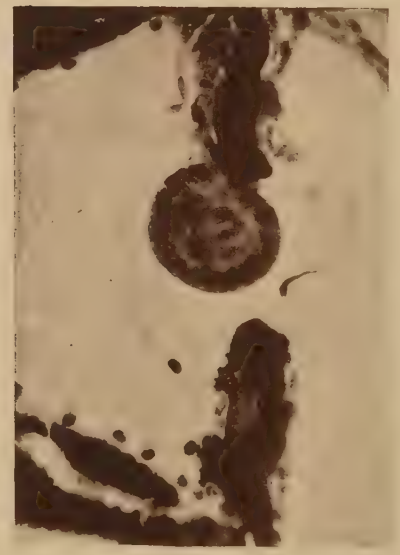


Fig. 30.

H. Wachs phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

Fig. 31.

Fig. 32.

Fig. 33.

Fig. 34.

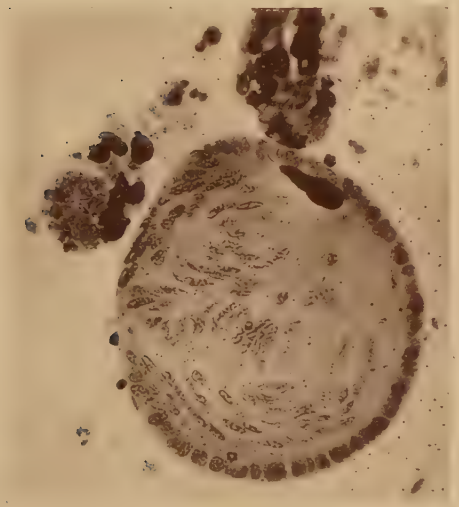


Fig. 35.

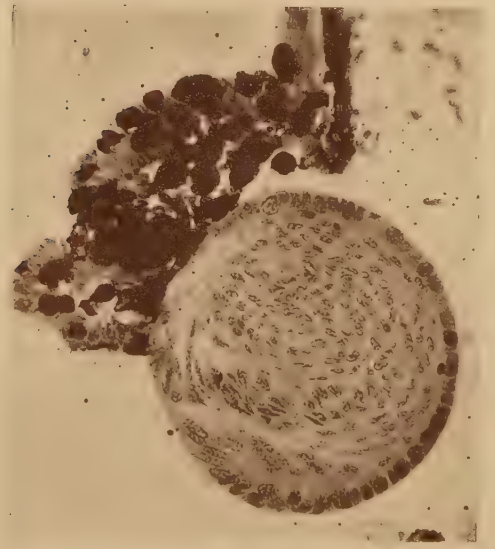
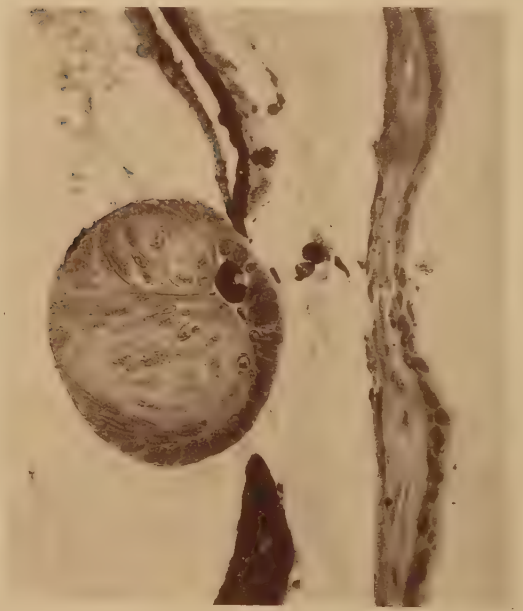


Fig. 36.



H. Wachs phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

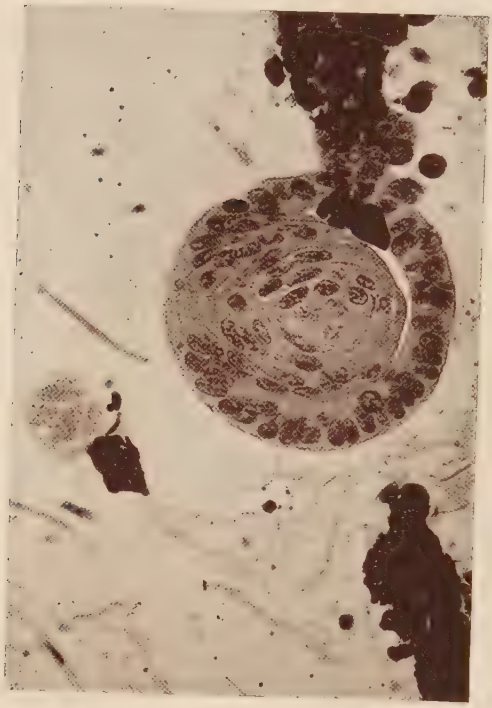


Fig. 37.

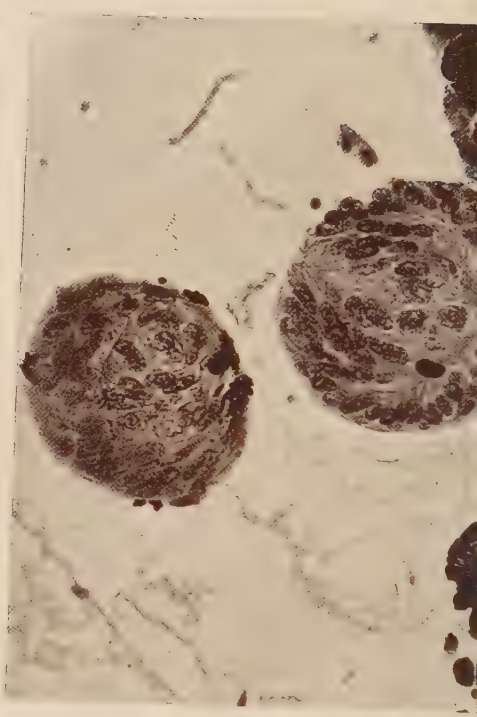


Fig. 38.

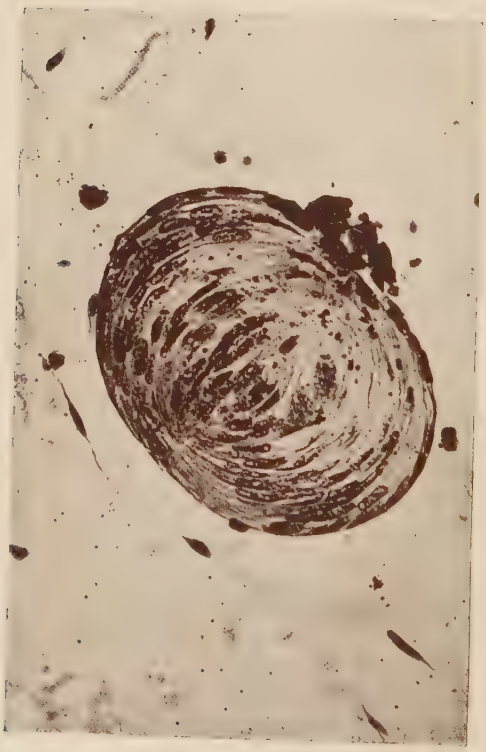


Fig. 39.

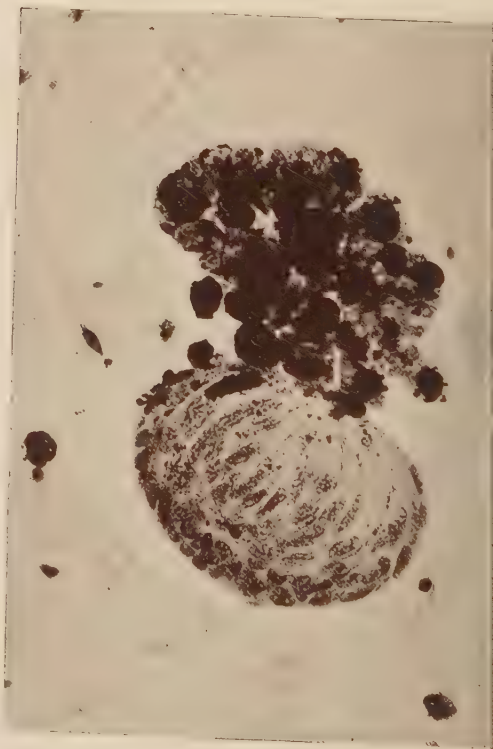


Fig. 40.

H. Wachs phot.

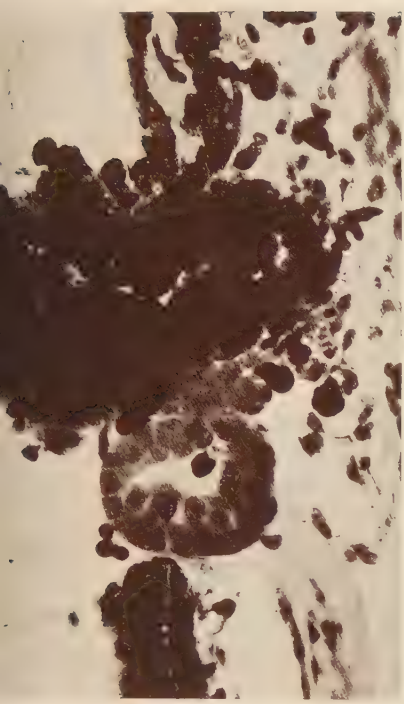


Fig. 41.

Fig. 42.

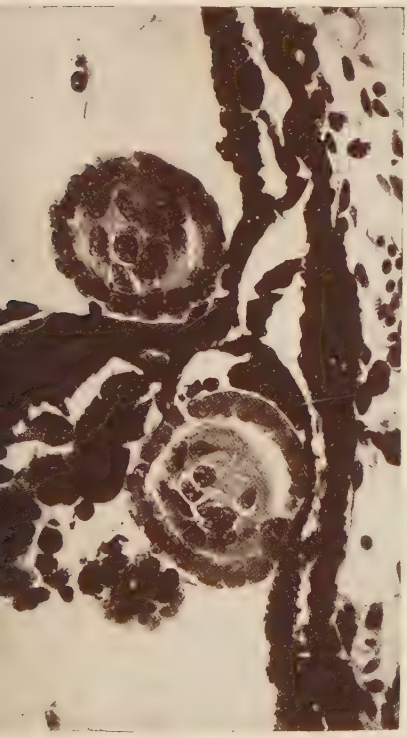


Fig. 43.

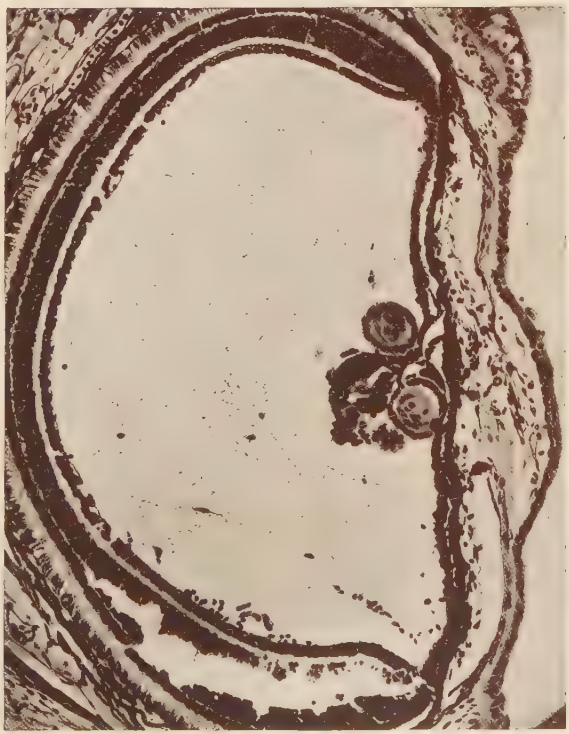


Fig. 44.

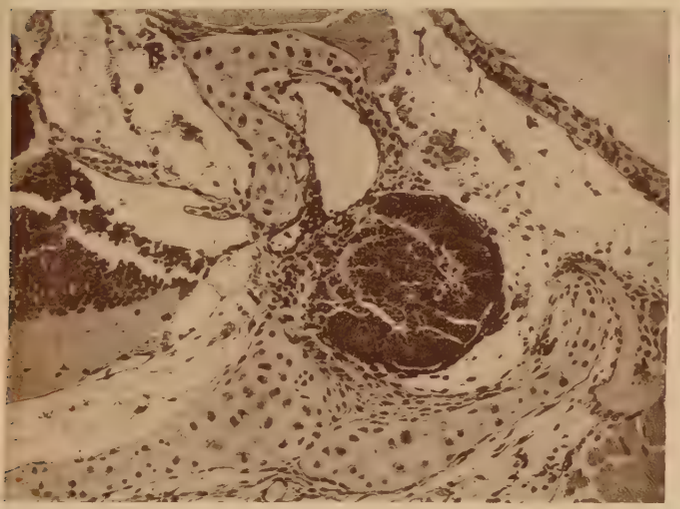


Fig. 45.

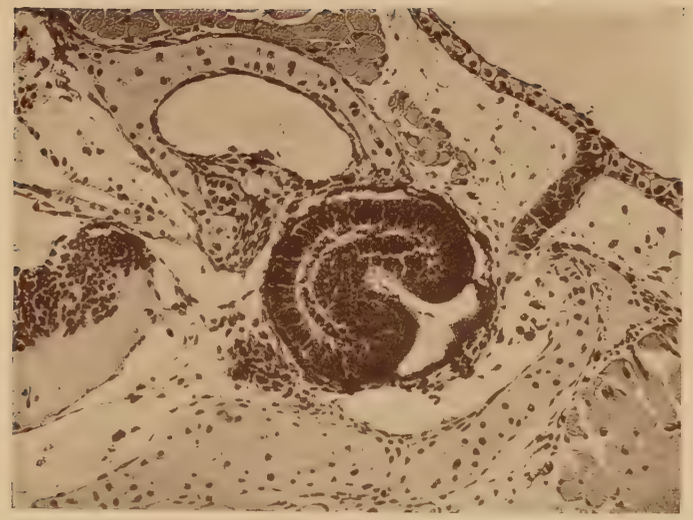


Fig. 46.

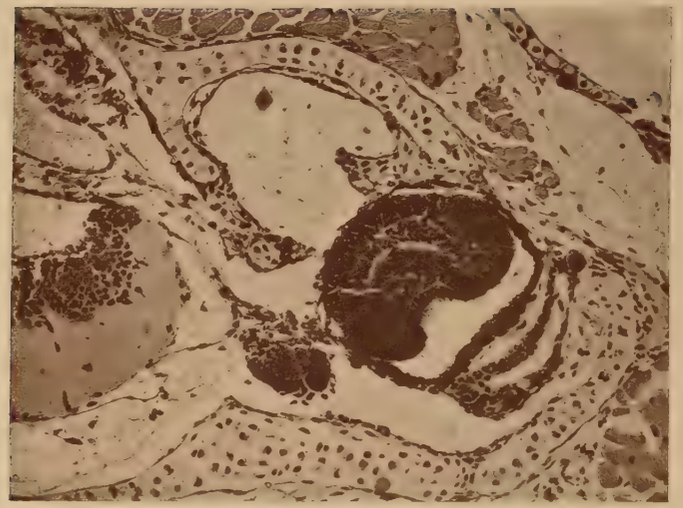


Fig. 47.

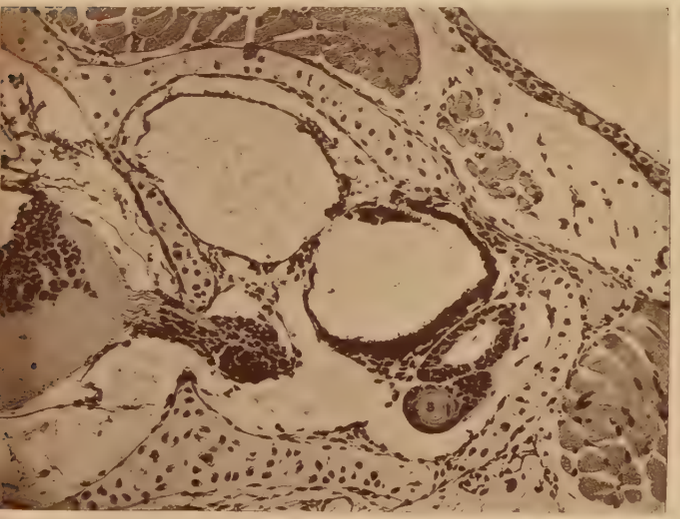


Fig. 48.

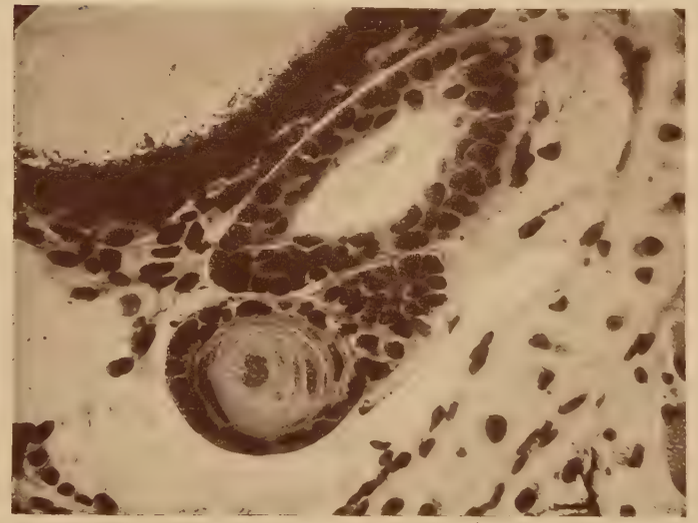


Fig. 49.

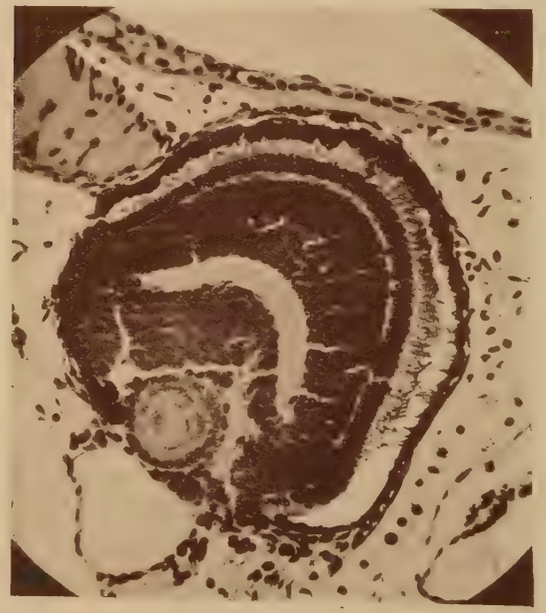


Fig. 50.

I. Wachs phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

Fig. 51.

. 52.

Fig. 53.

Fig. 54

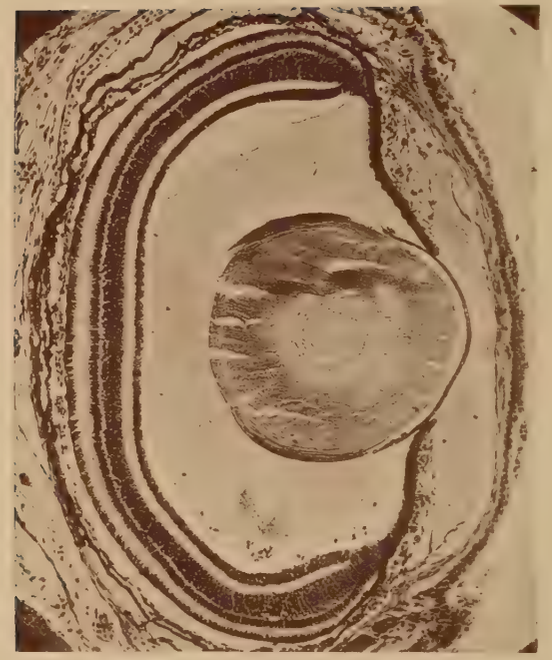


Fig. 55

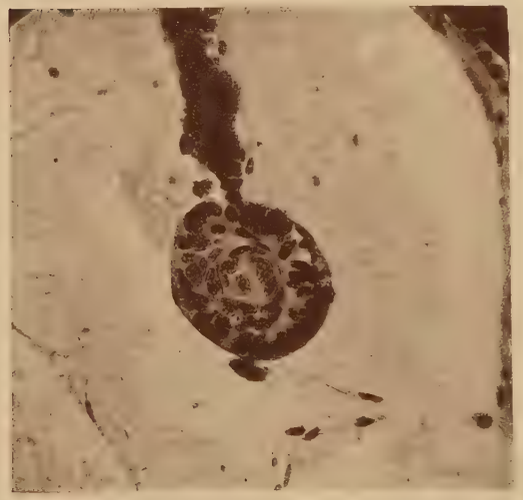
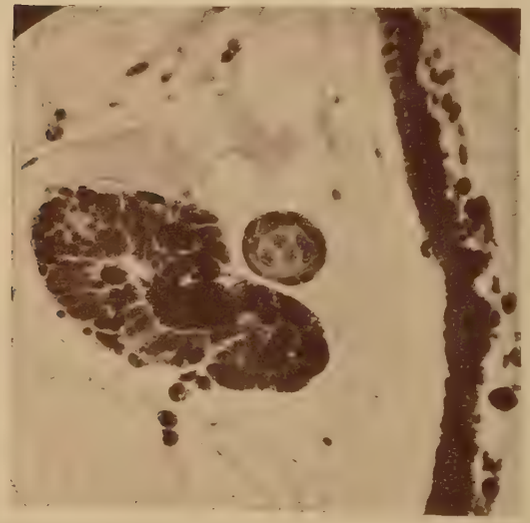


Fig. 56.



Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

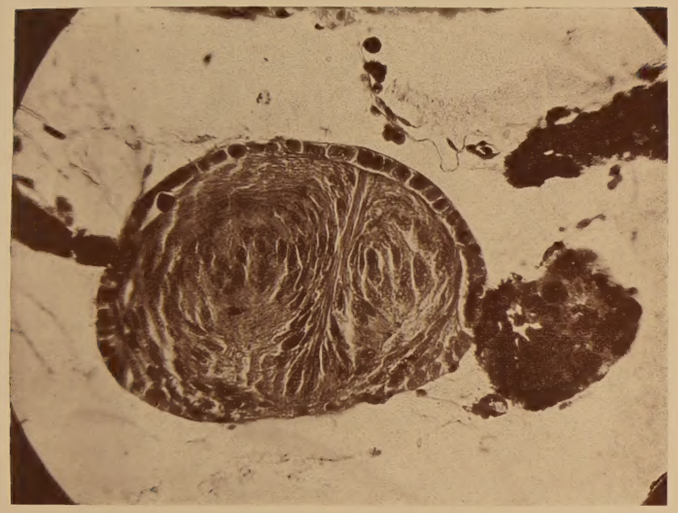


Fig. 58.

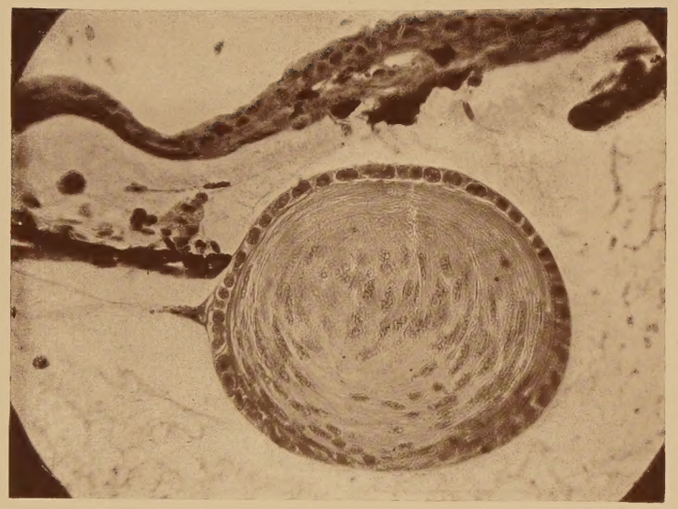


Fig. 60.

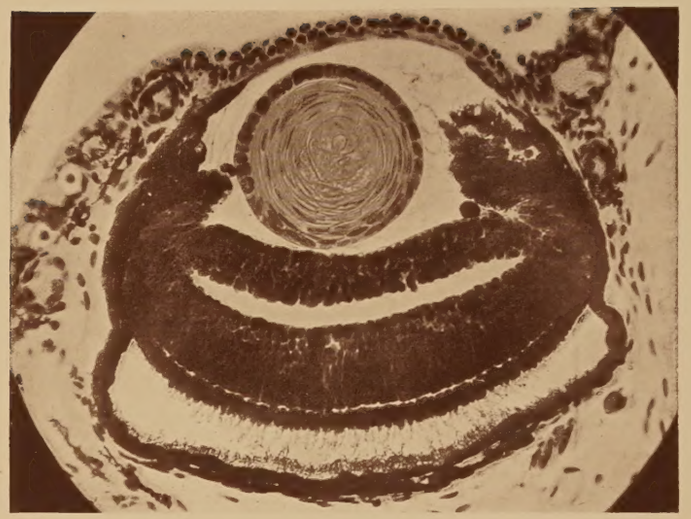


Fig. 61.

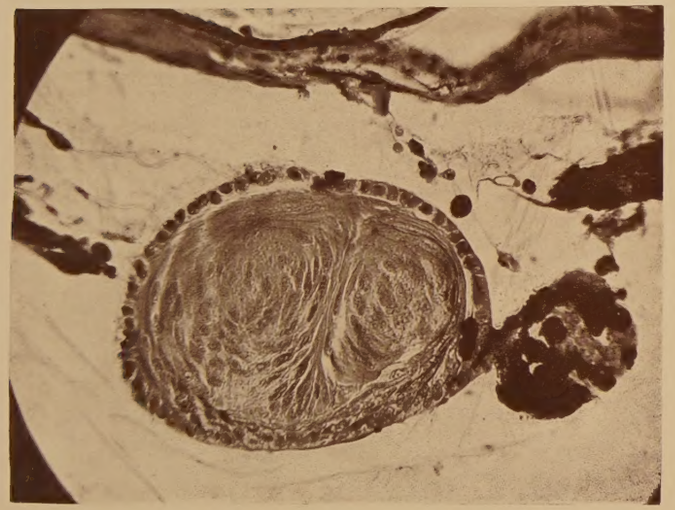


Fig. 57.

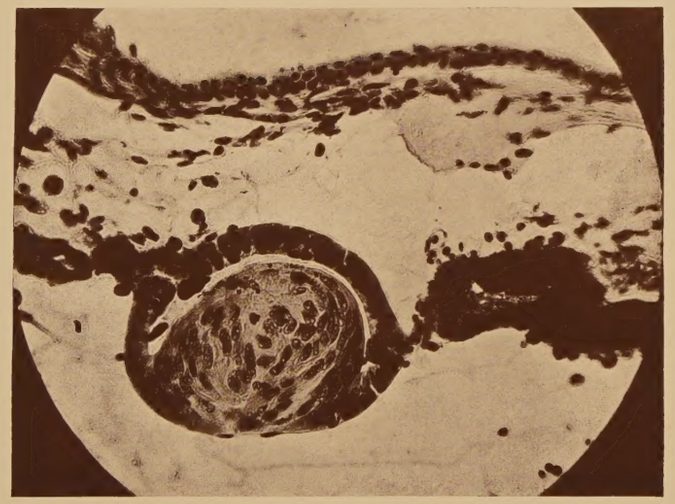


Fig. 59.

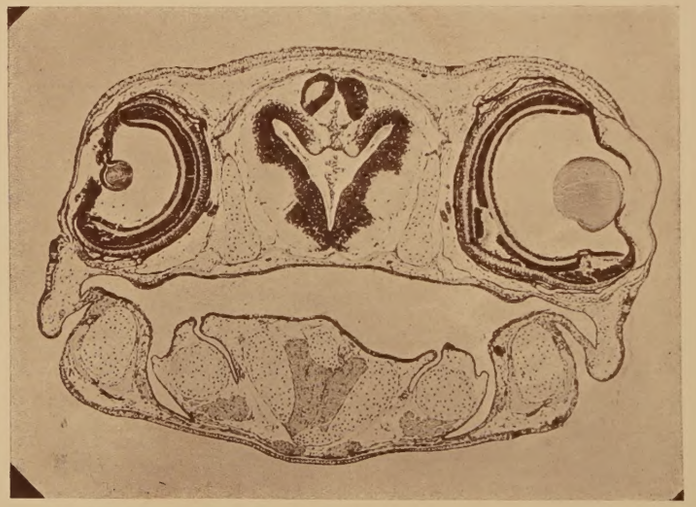


Fig. 62.

H. Wachs phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.